

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

IMPACTS DES ROUTES SUR LE COMPORTEMENT ET LA SURVIE DU
CARIBOU FORESTIER

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
MATHIEU LEBLOND

NOVEMBRE 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je tiens à débiter ma thèse en prenant le temps de remercier convenablement les gens qui ont vécu à mes côtés durant les 5 années qu'ont duré mon projet de doctorat. À vrai dire, il s'agit probablement des remerciements les plus significatifs de ma vie. Quand j'ai débuté mon doctorat à la fin de l'automne 2007, j'étais loin de saisir complètement l'impact qu'une telle décision aurait sur ma vie. Avec un peu de recul, je sais que d'obtenir le titre de docteur était un événement extrêmement positif pour moi... et oui! si c'était à refaire, je le referais sans hésitation! Par contre, au quotidien, ces 5 dernières années ont parfois été difficiles. Aussi ai-je décidé d'ignorer l'ordre traditionnel des sections de remerciements classiques, pour commencer par reconnaître l'importance des personnes qui ont vu le côté obscur et beaucoup moins *glamour* de mon projet de doctorat. Évidemment, je veux parler de ma petite famille.

Martine, tu m'as appuyé à 100% durant l'entièreté de mon périple, autant durant mes hauts que durant mes bas. Tu étais là pour me convaincre de continuer à avancer quand ma confiance en moi diminuait, ou pour me féliciter quand j'arrivais à obtenir ce que je voulais. Tu as eu un impact « mental » plus important que tu ne peux le soupçonner, en me rappelant quels étaient mes propres objectifs et en y croyant autant que moi. Sans toi, j'aurais probablement abandonné le bateau au premier creux de vague. Merci infiniment!

Emmanuelle, dire que j'ai débuté mon doctorat avant ta naissance! Tu entres toi aussi à l'école alors que je viens juste d'en sortir! Je t'aime, et le fait que tu m'aimes autant en retour a été une véritable source de réconfort dans ma vie. Ton intérêt flagrant pour la Nature me convainc que j'ai choisi le bon métier. Je suis fier de toi!

Victor-Olivier, j'ai ici une petite pensée spéciale pour toi. Je me suis toujours demandé si tu comprenais vraiment ce que je faisais durant toutes ces années au doctorat? Je ne te blâme pas car, pour beaucoup de gens, ça semble être un sujet un peu effrayant. J'espère que tu te souviendras des efforts que j'ai déployés quand tu feras face, toi aussi, à des épreuves difficiles à surmonter. Et je te remercie d'avoir rendu ma vie, pour le moins ...mouvementée!

Évidemment, mon doctorat n'existerait pas sans l'aide précieuse des prochaines personnes sur ma liste. Christian, nous travaillons ensemble depuis bientôt 10 ans, et tu as littéralement été mon mentor durant mon apprentissage du métier de chercheur. Il ne se passe pas une journée au travail sans que je me dise : « Qu'est-ce que Christian ferait dans cette situation? » Ton éthique de travail et ton appropriation du domaine de l'écologie sont, selon moi, exemplaires. Mon seul regret est que nous n'ayons jamais eu la chance de partager un bureau situé dans la même ville. Chacune de nos rencontres a donc été brève, mais ô combien fructueuse. Jean-Pierre, je te remercie de m'avoir donné ta confiance absolue dans ce projet. Tes priorités ont beaucoup changé en cours de projet, et ton horaire s'est significativement complexifié. Néanmoins, tu as toujours porté attention à mes requêtes avec promptitude, et je n'ai jamais eu l'impression que je te dérangeais. Je garderai un bon souvenir de notre collaboration. Et en plus, je dois avouer que je n'étais pas peu fier que le recteur de mon université assiste à ma soutenance de thèse!

J'aimerais aussi remercier mes collaborateurs. Martin-Hugues, malgré le fait que tu n'aies pas eu un rôle « officiel » durant mon doctorat, j'ai beaucoup apprécié ta compagnie au cours de ces 5 années. Tu m'as accueilli à bras ouverts dans ton équipe, ce qui m'a permis de goûter à la vraie vie d'étudiant gradué (tout en conservant ma santé mentale). Je te considère avant tout comme un ami. Je remercie mes coauteurs Daniel Fortin, Jacqueline Frair et Réhaume Courtois, pour leur contribution à la

rédaction du premier chapitre de cette thèse. Je remercie les chercheurs et les professionnels qui ont participé à la réussite de mon projet : Yves Bédard, Joël Bêty, Lenore Fahrig, Jochen Jaeger, Julien Mainguy et William Vickery. Évidemment, je ne voudrais pas oublier les organismes subventionnaires qui m'ont permis de gagner ma vie tout en faisant ce que j'aime. Je remercie donc personnellement le Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies, qui m'ont versé une bourse pendant la majeure partie de mon doctorat.

J'aimerais aussi remercier mes collègues présents et passés, les étudiants gradués qui, comme moi, ont mené à terme leur projet de maîtrise ou de doctorat à mes côtés : David Beauchesne, Marie-Christine Bélair, Jo-Annie Charbonneau, Christine Chicoine, Geneviève Faille, Dominique Fauteux, William Gaudry, Marie-France Gévry, Caroline Hins, Martin Leclerc, Frédéric Lesmerises, Rémi Lesmerises, Géraldine Mabilie, Marie-Audrey Nadeau-Fortin, Alexandra Pierre, Véronique Pinard, Limoilou-Amélie Renaud, Marylène Ricard et Solène Tremblay-Gagnon (je me rend compte en relisant cette liste que je ferai bientôt partie des meubles à l'UQAR). Je vous remercie pour les beaux moments que nous avons passés ensemble à parler de science ... ou d'autres choses.

Enfin, j'aimerais remercier mes parents et amis. Votre support et votre présence ont beaucoup compté pour moi. Une mention spéciale pour Yves, qui m'a permis de me changer les idées et m'a indirectement aidé à réaliser avec succès cet *achievement* qu'est mon projet de doctorat!

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	viii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
RÉSUMÉ	xv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
0.1 Le développement anthropique, les réseaux routiers et leurs effets sur la faune terrestre.....	1
0.2 Impacts des routes sur les grands ongulés.....	5
0.3 Taxonomie du caribou <i>Rangifer tarandus</i>	8
0.4 Le caribou : une espèce sensible au dérangement anthropique.....	9
0.5 La situation particulière du caribou forestier de Charlevoix	13
0.6 Principales approches préconisées dans cette thèse	16
0.7 Objectifs et aspects novateurs employés dans cette thèse	20
CHAPITRE I	
ASSESSING THE INFLUENCE OF RESOURCE COVARIATES AT MULTIPLE SPATIAL SCALES: AN APPLICATION TO FOREST-DWELLING CARIBOU FACED WITH INTENSIVE HUMAN ACTIVITY	24
1.1 Sommaire.....	25
1.2 Abstract	26
1.3 Introduction	27
1.4 Methods	31
1.5 Results	37
1.6 Discussion	47
1.7 Conclusion.....	53

1.8	Acknowledgments	54
1.9	References	54

CHAPITRE II

	AVOIDANCE OF ROADS BY LARGE HERBIVORES AND ITS RELATION TO DISTURBANCE INTENSITY	62
2.1	Sommaire.....	63
2.2	Abstract	64
2.3	Introduction	65
2.4	Materials and methods.....	68
2.5	Results	76
2.6	Discussion	83
2.7	Acknowledgements	87
2.8	References	87

CHAPITRE III

	IMPACTS OF HUMAN DISTURBANCES ON LARGE PREY SPECIES: DO BEHAVIOURAL REACTIONS TRANSLATE TO FITNESS CONSEQUENCES?	91
3.1	Sommaire.....	92
3.2	Abstract	93
3.3	Introduction	94
3.4	Materials and methods.....	98
3.5	Results	109
3.6	Discussion	120
3.7	Acknowledgements	126
3.8	References	126

DISCUSSION GÉNÉRALE	134
4.1 Impacts des routes sur le caribou forestier : revue des connaissances	135
4.2 Recommandations pour la conservation du caribou forestier	146
4.3 Limites de l'étude.....	152
4.4 Perspectives de recherche.....	155
4.5 Conclusion.....	158
BIBLIOGRAPHIE	159
ANNEXE A	
Sommaire des principaux résultats obtenus au cours de cette étude.....	185

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Study area in Charlevoix, Québec, Canada, showing the road network created largely for resource extraction in the region. National parks boundaries, forest-dwelling caribou locations obtained by GPS telemetry, and the extent of caribou range are also shown.....	29
2.1 Map of the study area showing Highway 175 crossing the forest-dwelling caribou range in the Charlevoix region, Québec, Canada. Québec National park boundaries and caribou locations (n = 364 100) obtained with the global positioning system telemetry programme between 2004 and 2010 are shown.....	69
2.2 Adjusted least-squares mean movement rate [m/h + standard error (SE)] of forest-dwelling caribou during crossing of Highway 175 (T0), as well as five time-steps before (T-1 to T-5) and five time-steps after (T+1 to T+5), in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004 to 2010. Bars sharing the same letter did not differ significantly.....	78
3.1 Respective effects of active and derelict road density on the probability that adult caribou died from predation in a given year (represented by the natural logarithm of the hazard of dying) in areas of low and high total road densities (below or above the median total road density found within the annual home range of all caribou), in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 1999–2000 and from 2004–2011.....	119

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
<p>1.1 Relative support of road distance effect models based on annual resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. Model log-likelihood (LL) and difference in BIC values (ΔBIC) are given. Basic corresponds to vegetation variables (old mature conifer, open lichen woodland, wetland, young disturbance, old disturbance, deciduous, regenerating, and other) and topography (elevation and slope) estimated at the local scale (parameters (k) = 13, n = 65 509 caribou locations). Distances to nearest active and derelict roads were continuous up to the maximum distance indicated in the table, i.e., unconstrained models were strictly continuous, whereas others were linear-truncated at either 0.25, 0.5, 0.75, 1, 1.25, 1.5, 1.75, or 2 km.....</p>	39
<p>1.2 Relative support of extent effect models identifying the landscape context that best explains seasonal resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. Number of caribou locations (n), model parameters (k), and difference in BIC values (ΔBIC) within (same context variable, different scale) and among groups of variables are given. All extent models also include the local model, which corresponds to local values of vegetation classes (old mature conifer, open lichen woodland, wetland, young disturbance, old disturbance, deciduous, regenerating, and other), topography (elevation and slope), and distance to road effects (nearest distances to active roads up to 1.25 km and to derelict roads up to 0.75 km). Bold ΔBIC values indicate the most parsimonious intra- and inter-group models.....</p>	40
<p>1.3 Relative support of extent effect models describing seasonal resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. The landscape extent associated with vegetation, terrain, and roads models and the variables included in the roads models (active, derelict, or all) varied among seasons and were based on the best approximating model determined by intra-group analysis (see Tables 1.2, 1.5). Bold ΔBIC values indicate the most parsimonious models by season.....</p>	43

1.4	Selection coefficients (β) and 95% confidence limits (95% CL) of the most parsimonious seasonal models (see Table 1.3) of resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. Spatial extents of landscape-level variables may vary between seasons (see Tables 1.2, 1.5). Results of model validation (Spearman correlation \bar{r}_s values) are provided.....	44
1.5	Spatial extents (i.e., radius of a circle made around each caribou location, in km) of the most parsimonious vegetation, terrain, and roads seasonal models affecting seasonal resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. The best spatial extent describing caribou selection varied between seasons for a given habitat feature, and between different features within a season.....	48
2.1	Length of Highway 175 segments crossing the forest-dwelling caribou range in the Charlevoix region, Québec, Canada, by highway status and year. Highway modifications began in 2006.....	70
2.2	Annual number of crossings per km and crossings of Highway 175 by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, for each highway status. The observed number of crossings per km was compared to the number of crossings of 1000 simulated (random) highways using t-tests.....	77
2.3	Selection coefficients (β) and associated 95% CL of models of resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004 to 2010. Models were first ran using all caribou locations ($n = 364\ 100$) and then using caribou locations within the road-buffer zones (1250, 2500, and 5000 m). Open lichen woodlands within 1250 and 2500 m, and deciduous stands within 1250 m were removed from the models because no caribou locations were observed in these classes. Results of model validation (Spearman's correlation \bar{r}_s values) are provided.....	80

2.4	Parameter estimates (β) and associated 95% CL of the log-linear regression analyses assessing the influence of the interaction between traffic density or highway status and distance to the highway on the proportion of caribou locations within 1250-, 2500-, and 5000-m road-buffer zones by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004 to 2010. High and low traffic densities were set above and below the median value of 186 vehicles per hour of the traffic index, respectively.....	82
3.1	Parameter estimates (β) \pm standard error (SE) of the logistic regression describing the relationship between the cause of mortality of forest-dwelling caribou monitored using GPS telemetry in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004-2011, and the age and sex of individuals, time of death (in months), and habitat characteristics included in a 1-km spatial extent around mortality sites. Caribou were either killed by wolf ($n = 11$) or died of undetermined causes likely linked to predation ($n = 9$). Results show that individuals, time of death, and habitat surrounding mortality sites were not statistically different between the two mortality causes (all covariates have $P \geq 0.34$).....	101
3.2	Description of the candidate models used to investigate the relationship between habitat selection or home range composition and the probability that adult caribou died from predation, the calving rate of females, the probability that a calf died by predation during its first year of life, home range size, and mean movement rate of adult forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada.....	107
3.3	Relative support of models used to investigate the relationship between annual home range composition and the probability that adults died from predation in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 1999–2000 and from 2004–2011. Model log-likelihood (LL) and difference in AICc values relative to the most parsimonious model ($\Delta AICc$) are given...	112

- 3.4 Regression coefficients (β), hazard ratios (HR), and 95% confidence limits of hazard ratios (95% CL) of the most parsimonious models investigating the relationship between annual home range composition and the probability that adults died from predation in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 1999–2000 and from 2004–2011. Results are given for variables included in the most parsimonious models only. HR >1 (with 95% CL excluding 1) indicate an increase in the probability of dying, and HR <1 indicate a decrease of the same probability..... 113
- 3.5 Relative support of models used to investigate the relationship between annual home range composition and the calving rate of adult females, as well as the probability that a calf died by predation during its first year of life, in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004–2007. Model log-likelihood (LL) and differences in AICc values relative to the most parsimonious model (Δ AICc) are given..... 114
- 3.6 Regression coefficients (β) and 95% confidence limits (95% CL) of the most parsimonious models investigating the relationship between annual home range composition and the calving rate of females, the probability that a calf died by predation during its first year of life, home-range size, and mean movement rate of adults in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004–2011. Results are given for variables included in the most parsimonious models only (otherwise indicated by an empty cell). Statistically significant effects are characterized by 95% confidence limits excluding 0..... 115
- 3.7 Relative support of models used to investigate the relationship between annual home range composition and home range size, as well as mean movement rate, in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004–2011. Model log-likelihood (LL) and differences in AICc values relative to the most parsimonious model (Δ AICc) are given... 116

- 3.8 Mean (β) and confidence limits (90% CL) of the parameter estimates of fine scale resource selection functions comparing habitat selection between individuals that died from predation (see estimates of status \times habitat covariates interactions) and individuals that survived (see estimates of habitat covariates without interaction) in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004–2011. We paired individuals that died ($n = 20$) with individuals that survived ($n = 39$) during the same time period, and assessed habitat selection within 15, 10 or 5 day periods before the predation event. Estimates of status \times habitat covariates interactions represent the difference in selection between individuals that died from predation and individuals that survived, i.e., for individuals that died from predation, the true value of βx (for a given variable x) should be calculated as βx of individuals that survived + βx of individuals that died. Statistically significant effects are characterized by 90% confidence limits excluding 0.....

LISTE DES ANNEXES

Annexe	Page
A. Sommaire des principaux résultats obtenus au cours de cette étude	185

RÉSUMÉ

Les activités humaines ont des impacts négatifs pour plusieurs espèces animales. Le caribou (*Rangifer tarandus*), notamment, semble particulièrement sensible au dérangement provoqué par les structures linéaires d'origine anthropique. Cette étude a évalué les impacts des routes sur le comportement et la survie du caribou forestier de Charlevoix (Québec, Canada), une population isolée géographiquement dont l'effectif est estimé à moins de 80 individus. L'étude est basée sur un suivi télémétrique de 8 ans (2004–2011) durant lequel 59 individus différents ont été équipés de colliers GPS.

Le premier chapitre évalue les impacts des routes sur le comportement de sélection d'habitat du caribou forestier. Les analyses effectuées contrastent l'effet respectif des classes de végétation, de la topographie et des routes sur la sélection d'habitat du caribou forestier à diverses échelles spatio-temporelles. Chaque variable a été mesurée à plusieurs échelles spatiales, soit localement et dans des zones de 1, 2, 4 et 8 km de rayon autour des localisations télémétriques. Un seuil de distance de l'effet des routes sur le comportement du caribou forestier a été déterminé, soit jusqu'à 0,75 km pour les chemins forestiers secondaires et 1,25 km pour les routes pavées et les chemins forestiers primaires. L'échelle spatiale la plus pertinente pour expliquer la sélection d'habitat du caribou forestier variait selon les saisons pour une variable donnée, et entre les variables pour une saison donnée. Ces résultats soulignent l'importance d'inclure des variables décrivant le contexte paysager en plus des variables locales, ainsi que de considérer des modèles de sélection d'habitat spécifiques à chaque saison biologique, afin d'étudier les effets des ressources et des contraintes sur la sélection d'habitat des animaux sauvages.

Le deuxième chapitre explore l'hypothèse voulant que la force de l'évitement d'un animal envers une infrastructure humaine dépend de l'intensité du dérangement provoqué par cette infrastructure. L'étude évalue les réactions comportementales du caribou forestier par rapport à la route 175, une route ayant subi des modifications importantes entre 2006 et 2010 pour passer à un gabarit autoroutier. Les déplacements, la sélection d'habitat ainsi que la distribution des caribous forestiers ont été évalués avant, pendant et après l'élargissement de la route, à plusieurs échelles spatiales. Les caribous forestiers ont évité la route durant toute la durée de l'étude, mais une plus faible proportion de localisations de caribous forestiers se retrouvait dans une zone de 5000 m de part et d'autre de la route pendant et après les travaux de réfection, par rapport à avant. À l'intérieur de cette zone, les caribous forestiers ont évité toutes les classes de végétation, même celles qu'ils sélectionnaient à l'échelle de

leur domaine vital. Leur taux de déplacement était plus élevé à proximité de la route, particulièrement lorsque la densité de trafic était élevée. Ces résultats supportent l'hypothèse que l'évitement des routes par les animaux peut être relié à l'intensité du dérangement.

Le troisième chapitre évalue l'influence des routes et des coupes forestières sur la performance individuelle des grandes proies. Cette étude relie le comportement de sélection d'habitat des caribous forestiers adultes à leur probabilité de mourir par prédation, ainsi qu'à des indices de leur succès reproducteur et de leurs dépenses énergétiques. À large échelle, la survie des caribous forestiers était affectée par la densité de routes et par la proportion des perturbations récentes présentes dans leur domaine vital annuel. À plus fine échelle, durant la période précédant directement la mort des individus (10 à 15 jours), les individus qui sont morts par prédation ont sélectionné davantage les perturbations récentes et ont évité les peuplements de résineux matures, contrairement aux individus qui ont survécu. Ces résultats supportent l'hypothèse que les activités et infrastructures humaines peuvent influencer négativement des traits liés à la valeur adaptative des grandes proies vivant dans des milieux fragmentés, notamment en augmentant le risque de prédation sur les individus adultes.

Cette thèse se termine par une description détaillée des impacts des routes sur le caribou forestier à plusieurs échelles biologiques. Bien que les chercheurs s'intéressent de plus en plus à l'écologie routière et à l'étude des impacts cumulés sur la faune terrestre, il demeure primordial d'aborder les questions qui permettront de réduire les impacts négatifs des routes sur la dynamique des populations de caribou forestier afin d'assurer leur conservation.

Mots-clés : dérangement anthropique, écologie routière, *Rangifer tarandus caribou*, sélection d'habitat

INTRODUCTION GÉNÉRALE

0.1 Le développement anthropique, les réseaux routiers et leurs effets sur la faune terrestre

Depuis la révolution industrielle, l'Homme a des impacts négatifs majeurs sur son environnement (Vitousek *et al.*, 1997) et plus particulièrement sur la biodiversité terrestre (Hughes, Daily et Ehrlich, 1997; Dirzo et Raven, 2003; Morrison *et al.*, 2007). L'extinction massive des espèces qui se déroule présentement est principalement causée par la surexploitation, la dégradation et la destruction des habitats par les humains (Tilman *et al.*, 1994; Lande, 1998; Wilcove *et al.*, 1998). Le développement urbain, les activités agricoles et l'exploitation des ressources naturelles sont à leur paroxysme afin de soutenir les besoins et les désirs croissants de l'Homme. Or, la plupart de ces activités économiques dépendent de l'existence d'un réseau routier performant qui joue un rôle central dans le développement économique en permettant les échanges de biens entre personnes et en facilitant leurs déplacements (Forman *et al.*, 2002). Ainsi, dans la plupart des pays industrialisés, les réseaux routiers accueillent un nombre grandissant de véhicules et sont soumis à des améliorations continues. Au tournant des années 2000, plus de 8 millions de kilomètres de routes étaient empruntés par un quart de milliard de véhicules en Amérique du Nord, et près de 100 000 km de routes étaient construits chaque année (Forman *et al.*, 2002). Les routes représentent donc une des intrusions les plus évidentes de l'Homme en milieu naturel. Compte tenu des impacts potentiels élevés des routes sur les milieux naturels, le chercheur Richard T. T. Forman suggérait, dans un article clé paru en 1998, un investissement majeur en recherche sur le thème de l'écologie routière, qui se définit comme l'étude des interactions entre les organismes vivants et les routes (Forman, 1998).

Les écologistes et les gestionnaires du monde entier s'intéressent de plus en plus aux effets des routes sur la faune. Ces effets peuvent s'avérer positifs ou négatifs pour les animaux, selon les espèces en cause (voir les revues de littérature détaillées de Spellerberg, 1998; Trombulak et Frissell, 2000; Underhill et Angold, 2000; Fahrig et Rytwinski, 2009; Benítez-López, Alkemade et Verweij, 2010). Par exemple, sur le plan négatif, les accidents routiers impliquant des animaux se traduisent par des mortalités qui s'ajoutent aux mortalités naturelles (Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996; Romin et Bissonette, 1996; Putman, 1997; Lopez *et al.*, 2003; van Langevelde, van Dooremalen et Jaarsma, 2009; Gunson, Mountrakis et Quackenbush, 2011). Les habitats adjacents aux routes sont pollués (Muskett et Jones, 1980; Gjessing *et al.*, 1984; Thunqvist, 2004), fragmentés (Andrews, 1990; Jaeger et Fahrig, 2004) ou dégradés (Forman et Deblinger, 2000). Les routes et le trafic créent un effet de barrière aux mouvements (Goosem, 2001; Bélisle et St-Clair, 2002; Shepard *et al.*, 2008) qui a le potentiel de réduire les échanges génétiques de part et d'autre des routes (Mader, 1984; Gerlach et Musolf, 2000; Keller et Largiadèr, 2003). Les routes modifient le comportement et engendrent des dépenses énergétiques additionnelles chez les animaux, au détriment d'autres activités essentielles comme la quête de nourriture et la reproduction (Frid et Dill, 2002). De plus, les routes stimulent les activités anthropiques en facilitant l'accès au milieu. Elles peuvent donc avoir des impacts indirects comme l'augmentation de la pression de chasse et de braconnage (Johnson, 1985; Cole, Pope et Anthony, 1997; Rempel *et al.*, 1997).

D'autre part, les routes peuvent s'avérer un environnement propice pour certaines espèces animales. Comme les routes sont des milieux ouverts, la végétation herbacée y est généralement plus abondante, causant un attrait pour certains herbivores (Rea, 2003). Les routes augmentent la densité de bordures dans le paysage, favorisant certaines espèces associées aux écotones (Howell, Dijak et Thompson, 2007). Dans les régions nordiques où des sels de déglacage sont épandus sur les routes en hiver,

certains sites mal drainés en bordure des routes peuvent devenir une source importante de chlorure de sodium pour les grands ongulés (Leblond, 2007). Enfin, certaines espèces, notamment les grands prédateurs, peuvent utiliser les routes pour se déplacer plus efficacement et capturer leurs proies (James et Stuart-Smith, 2000).

Il existe dans la littérature une foule d'études portant sur les effets des routes pour une grande variété de taxons et une grande diversité d'espèces. Ces études furent généralement réalisées dans les pays industrialisés d'Amérique du Nord et d'Europe, bien que certains chercheurs aient aussi étudié les impacts des routes forestières d'Amérique du Sud (*e.g.*, Laurance, Goosem et Laurance, 2009), d'Afrique (*e.g.*, Laurance *et al.*, 2008), d'Océanie (Hoskin et Goosem, 2010) ou d'Asie (Rhim et Lee, 2007). Ainsi, plusieurs études portent sur les impacts des routes pour les grands herbivores, comme le caribou *Rangifer tarandus* (*e.g.*, Dyer *et al.*, 2002; Vistnes et Nellemann, 2008), l'orignal *Alces alces* (*e.g.*, Dussault *et al.*, 2007; Laurian *et al.*, 2008) et le wapiti *Cervus elaphus* (*e.g.*, Gagnon *et al.*, 2007b; Frair *et al.*, 2008), ainsi que sur les grands carnivores comme le loup gris *Canis lupus* (*e.g.*, James et Stuart-Smith, 2000; Whittington *et al.*, 2011), l'ours grizzli *Ursus arctos* (*e.g.*, Chruszcz *et al.*, 2003; Ciarniello *et al.*, 2007) et l'ours noir *Ursus americanus* (*e.g.*, Brody et Pelton, 1989; Lewis *et al.*, 2011). De nombreuses études se sont aussi intéressées aux impacts des routes sur les petits mammifères (*e.g.*, Gerlach et Musolf, 2000; Siemers et Schaub, 2011), les oiseaux (*e.g.*, Reijnen *et al.*, 1995; Gutzwiller et Barrow, 2003), les amphibiens (*e.g.*, Fahrig *et al.*, 1995; Hels et Buchwald, 2001), les reptiles (*e.g.*, Andrews et Gibbons, 2005; Shepard *et al.*, 2008) et les invertébrés (*e.g.*, Mader, 1984; Keller et Largiadèr, 2003).

En raison de leur grande taille et de leur vagilité, les grands ongulés sont parmi les espèces les plus à risque d'interagir avec les routes. De plus, ces espèces longévives

ont de faibles taux de reproduction, rendant leurs populations plus sensibles aux taux élevés de mortalité sur les routes (Rytwinski et Fahrig, 2011). Ces caractéristiques ont fait en sorte que les grands ongulés sont parmi les espèces qui ont reçu le plus d'attention de la part des chercheurs s'intéressant aux impacts des routes.

0.2 Impacts des routes sur les grands ongulés

Dès 1977, Johnson et Todd étudiaient les traversées d'une route de Colombie-Britannique par des caribous le long de passages migratoires traditionnels, et Singer (1978) rapportait que des chèvres de montagne *Oreamnos americanus* n'arrivaient pas à traverser une route du Montana lorsque la densité de trafic était élevée. Les études plutôt descriptives du comportement des ongulés en périphérie des routes réalisées au cours des années 1970 ont ensuite fait place aux études empiriques portant sur l'effet de barrière aux mouvements (*e.g.*, Murphy et Curatolo, 1987), ainsi que sur les impacts des routes sur la distribution des individus au sein des populations vivant à proximité des routes (*e.g.*, Cameron *et al.*, 1992). Toutefois, entre 1980 et 2000, la majorité des études portant sur les interactions entre les ongulés et les routes s'intéressaient aux impacts des collisions routières sur la survie des animaux et sur la santé des automobilistes (*e.g.*, Bashore, Tzilkowski et Bellis, 1985; Lavsund et Sandegren, 1991; Conover *et al.*, 1995; Farrell *et al.*, 1996; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996; Romin et Bissonette, 1996; Finder, Roseberry et Woolf, 1999; Joyce et Mahoney, 2001), ainsi qu'aux mesures permettant d'atténuer ces impacts (*e.g.*, Fraser et Hristienko, 1982; Ward, 1982; Feldhamer *et al.*, 1986; Foster et Humphrey, 1995; Clevenger et Waltho, 2000; Clevenger, Chruszcz et Gunson, 2001).

Suite aux travaux de Forman (1998) et à l'avènement de l'écologie routière, de plus en plus de chercheurs se sont intéressés aux impacts des routes sur différentes facettes de l'écologie des ongulés, notamment leur comportement, leur distribution, leur abondance, leur survie et leur diversité génétique. St-Clair et Forrest (2009) ont démontré que les wapitis mâles effectuaient moins de comportements reproducteurs en présence de trafic. Gagnon *et al.* (2007a, 2007b) et Dodd *et al.* (2007a, 2007b), dans une série d'études portant sur les déplacements, la sélection d'habitat et la

distribution du wapiti par rapport à une autoroute en Arizona, ont démontré que les wapitis évitaient davantage les routes lorsque la densité de trafic était élevée. Au Québec, Dussault *et al.* (2007) ont observé que des orignaux avaient des taux de déplacement significativement plus élevés à l'approche d'une route, suggérant qu'ils percevaient les abords des routes comme un endroit risqué et inhospitalier. Enfin, Epps *et al.* (2005) ont démontré que le développement industriel, dont notamment la présence d'autoroutes, avait créé une barrière génétique et causé un déclin de la diversité génétique chez une population de mouflons d'Amérique *Ovis canadensis nelsoni* en Californie.

Plus récemment, des chercheurs se sont aussi intéressés aux impacts des routes sur les principaux prédateurs des grands ongulés. Certains auteurs ont observé un évitement des routes par les prédateurs (Brody et Pelton, 1989; Chruszcz *et al.*, 2003; Berger, 2007) alors que d'autres ont observé une sélection pour faciliter la capture de leurs proies (James et Stuart-Smith, 2000; Whittington *et al.*, 2011). Par exemple, Berger (2007) a observé que les orignaux du *Greater Yellowstone Ecosystem* pouvaient tirer avantage des routes pour réduire le risque de prédation. En effet, en l'espace d'une décennie, ces orignaux ont déplacé leurs sites de mise bas en périphérie des routes, ce qui leur a permis de s'éloigner de l'ours grizzli, ce dernier évitant fortement les routes et le trafic. À l'inverse, James et Stuart-Smith (2000) ont observé que le succès du loup gris à capturer des grandes proies augmentait à proximité des routes.

Bien que la littérature soit relativement riche en études empiriques démontrant les impacts négatifs des routes sur la faune en général et sur les grands ongulés en particulier, plusieurs questions demeurent sans réponse. Par exemple, est-ce que les impacts des routes sur les grands ongulés varient en fonction de contraintes physiologiques ou environnementales, *i.e.*, selon les saisons? Quelles sont les

meilleures échelles d'analyse permettant d'étudier la réaction des ongulés par-rapport aux routes? Est-ce que l'évitement des routes est dû à la présence de l'infrastructure en tant que telle, ou bien plutôt au niveau de dérangement anthropique retrouvé sur la route? La modification observée dans le comportement des individus se traduit-elle par une modification dans leur probabilité de survie ou leur succès reproducteur? De plus, l'étude des impacts des routes sur la faune est complexifiée par la diversité des types de routes retrouvées à des densités plus ou moins élevées (Lovallo et Anderson, 1996), la dépendance spatiale entre les routes et certaines caractéristiques environnementales (Roever, Boyce et Stenhouse, 2008), la variabilité dans la réponse des individus (Colchero *et al.*, 2011) ou les avantages procurés par les routes pour certaines espèces (James et Stuart-Smith, 2000). Cette thèse tentera de répondre à plusieurs de ces questions en utilisant un modèle d'étude particulièrement intéressant, soit le caribou forestier. En effet, cette espèce a un statut de conservation très préoccupant et est reconnue comme étant très sensible au dérangement anthropique.

0.3 Taxonomie du caribou *Rangifer tarandus*

On ne retrouve qu'une seule espèce de caribou à travers le monde, *Rangifer tarandus*, nommé caribou en Amérique du Nord et renne (*reindeer*) en Eurasie. Il existe quelques sous-espèces de caribou, mais la seule sous-espèce retrouvée au Québec est le caribou des bois *Rangifer tarandus caribou* (*woodland caribou*). Des divergences dans l'écologie, le comportement et même le bagage génétique de divers groupes de caribous des bois ont mené à la distinction d'écotypes pour faciliter sa conservation (Courtois *et al.*, 2003; Festa-Bianchet *et al.*, 2011). L'écotype forestier du caribou des bois (ou caribou forestier, *forest-dwelling caribou*, aussi appelé caribou boréal, *boreal caribou*) est menacé d'extinction au Canada (Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, 2002) et a le statut d'espèce vulnérable au Québec (Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec, 2008). Il se retrouve à l'état naturel à faible densité dans la forêt boréale canadienne, où il utilise entre autres les peuplements forestiers de résineux matures et surannés pour s'alimenter de lichens terricoles et arboricoles en hiver (Bergerud, Ferguson et Butler, 1990; Rettie, Sheard et Messier, 1997; Johnson, Parker et Heard, 2001). Il s'agit de l'écotype qui a été étudié dans cette thèse. Les deux autres écotypes du caribou des bois présents au Québec sont le caribou migrateur (ou caribou toundrique, *migratory caribou*), qui vit dans la toundra du nord du Québec, et le caribou montagnard (*mountain caribou*), qui effectue des migrations altitudinales annuelles en montagnes pour la mise bas. Néanmoins, plusieurs études empiriques suggèrent que les différents écotypes et sous-espèces de caribou pourraient avoir des réactions comportementales semblables face aux perturbations anthropiques (*e.g.*, Vistnes et Nellemann, 2008). Au cours de cette thèse, le terme caribou sera utilisé pour discuter de l'espèce *Rangifer tarandus* et le terme caribou forestier sera employé pour discuter de l'écotype forestier du caribou des bois *Rangifer tarandus caribou*.

0.4 Le caribou : une espèce sensible au dérangement anthropique

La majorité des populations de caribou suivies à travers le monde sont en déclin (Vors et Boyce, 2009). Au Canada, l'aire de répartition du caribou a grandement diminué durant le siècle dernier (Bergerud, 1974; Courtois *et al.*, 2003; Vors et Boyce, 2009) malgré les nombreux efforts de conservation déployés pour renverser cette tendance (Environnement Canada, 2011; Festa-Bianchet *et al.*, 2011). Les principaux facteurs proposés pour expliquer le déclin des populations de caribou forestier au cours des 150 dernières années furent la chasse excessive (maintenant abolie dans la plupart des juridictions, à l'exception de la chasse traditionnelle autochtone), la perte d'habitat et la prédation par le loup gris et l'ours noir. Une des principales perturbations humaines affectant aujourd'hui l'habitat du caribou, et souvent reconnue comme potentiellement responsable du déclin des populations canadiennes de caribou forestier, est l'exploitation commerciale de la forêt boréale. Les grands massifs de forêt recherchés par le caribou forestier se font de plus en plus rares, puisque l'industrie forestière est intéressée par le même type de milieu pour rentabiliser sa récolte (Terry, McLellan et Watts, 2000).

Les impacts négatifs de la perte et de la fragmentation de l'habitat que cette activité engendre sont tels qu'ils peuvent menacer la conservation du caribou forestier (Courtois, 2003). Par exemple, Vors *et al.* (2007) ont démontré que les coupes forestières étaient les perturbations humaines expliquant le mieux l'absence du caribou forestier dans certaines régions de l'Ontario, parmi une liste incluant, entre autres, les routes, les feux et les mines. Ces auteurs ont établi que le recul des populations de caribou vers le nord de l'Ontario suivait l'avancée du front de coupe à 13 km près et selon un délai temporel d'environ 20 ans. Smith *et al.* (2000) ont observé que les taux de déplacement quotidiens et le domaine vital hivernal des

caribous diminuaient avec l'avancement de la première phase d'une récolte commerciale en Alberta. Enfin, plusieurs études ont démontré que les caribous forestiers évitaient les coupes forestières et les milieux en régénération après coupe (*e.g.*, Hins *et al.*, 2009) et qu'ils modifiaient leurs déplacements et la composition de leur domaine vital pour éviter de fréquenter les milieux fortement perturbés par la récolte ligneuse (*e.g.*, Chubbs *et al.*, 1993).

Outre les activités liées à la coupe forestière, le caribou forestier est soumis à plusieurs autres sources de perturbations anthropiques, auxquelles il semble particulièrement sensible. Dès 1971, le chercheur David R. Klein publiait dans *Science* un article portant sur les impacts des activités humaines sur les rennes de Scandinavie. Plus récemment, en 2008, Vistnes et Nellemann publiaient une revue de littérature regroupant 85 études différentes portant sur les impacts des perturbations anthropiques sur le comportement et la survie des caribous à travers le monde. Depuis, le nombre d'études portant sur ce thème a continué d'augmenter, et au moins une trentaine de ces études ont été publiées entre 2008 et 2012 (source = *Web of Knowledge*, Thomson Reuters, New-York). L'exploitation minière (Weir *et al.*, 2007; Boulanger *et al.*, 2012), les infrastructures liées au développement pétrolière (Bradshaw, Boutin et Hebert, 1998; Nellemann et Cameron, 1998) et hydroélectrique (Paré, 1987; Mahoney et Schaefer, 2002), ainsi que les activités récréo-touristiques (Duchesne, Côté et Barrette, 2000; Nellemann *et al.*, 2000) affectent toutes de façon plus ou moins importante les déplacements, le comportement et la distribution du caribou. Ultimement, ces impacts risquent de nuire à la survie ou à la reproduction des caribous (Garshelis, 2000; Forero, Donazar et Hiraldo, 2002), bien que cette relation ait rarement été vérifiée (mais voir Wittmer *et al.*, 2007 et Dussault *et al.*, 2012).

Les activités anthropiques peuvent aussi avoir des impacts plus sournois, en modifiant les interactions entre le caribou et ses principaux prédateurs. En effet, les activités anthropiques peuvent avoir un impact sur la probabilité de survie des caribous, notamment par le biais d'un changement dans la pression de prédation par le loup gris (Rettie et Messier, 1998; McLoughlin *et al.*, 2003; Wittmer, Sinclair et McLellan, 2005) ou l'ours noir (Bastille-Rousseau *et al.*, 2011; Pinard *et al.*, 2011). Or, la prédation des veaux et des adultes caribou est le principal facteur proximal expliquant le statut précaire des populations canadiennes de caribou forestier (Rettie et Messier, 1998; Schaefer *et al.*, 1999; Courtois *et al.*, 2003; Wittmer *et al.*, 2007; DeCesare *et al.*, 2010). Ainsi, l'augmentation de la pression de prédation engendrée par les activités anthropiques pourrait bien être l'impact le plus néfaste pour les populations de caribou forestier (Festa-Bianchet *et al.*, 2011).

Impacts des routes sur le caribou forestier

Évidemment, les routes sont aussi une source de perturbation anthropique majeure dans l'habitat du caribou forestier, et celles-ci semblent avoir des impacts négatifs sur leur comportement, leur abondance, leur distribution et leur survie. Dyer *et al.* (2001, 2002), dans deux études portant sur l'évitement des structures linéaires (dont les routes, les lignes sismiques et les oléoducs) par le caribou en Alberta, ont démontré que les routes pouvaient être des barrières semi-perméables aux mouvements du caribou, particulièrement en hiver. Les chercheurs Ingunn Vistnes, Christian Nellemann et leur équipe (Nellemann et Cameron, 1996, 1998; Nellemann *et al.*, 2000, 2001; Vistnes *et al.*, 2001; Vistnes et Nellemann, 2001; Nellemann *et al.*, 2003; Vistnes *et al.*, 2004; Vistnes et Nellemann, 2008) ont aussi largement étudié les impacts des routes sur les rennes sauvages en Scandinavie, et ont démontré que ces derniers évitaient les routes et les infrastructures anthropiques, parfois jusqu'à 5 km.

Ils ont démontré que la densité locale du caribou était inversement proportionnelle à la densité de routes dans un secteur en développement pétrolifère, et que leur taux de reproduction déclinait dû à la perte d'habitat causée par les infrastructures anthropiques. Ces chercheurs ont aussi observé une diminution de la pression de broutement des lichens à proximité d'une route de Norvège, démontrant la faible densité du caribou dans ce secteur (voir aussi Dahle, Reimers et Colman, 2008). La présence de nouvelles routes accompagnant un développement pétrolifère en Alaska a forcé des femelles caribou à modifier l'emplacement de leur site de mise bas habituel, ce qui a mené à une baisse de la productivité de la population (Cameron *et al.*, 1992, 2005). Enfin, plusieurs chercheurs ont observé que les caribous pouvaient avoir des dépenses énergétiques accrues liées à des réactions comportementales à proximité des routes, notamment par le biais d'une diminution de leur acquisition de nourriture et une augmentation de leurs comportements de vigilance (Murphy et Curatolo, 1987; Bradshaw, Boutin et Hebert, 1998; Reimers, Eftestol et Colman, 2003).

0.5 La situation particulière du caribou forestier de Charlevoix

On estime que l'aire de répartition continue du caribou forestier au Québec se retrouve aujourd'hui entre les 49^{ième} et 55^{ième} parallèles, avec seulement trois populations isolées retrouvées plus au sud (Courtois *et al.*, 2003). L'une d'elles, la population de Charlevoix (aussi appelée population des Grands-Jardins), est en situation préoccupante et comptait environ 80 individus lors du dernier inventaire aérien réalisé en 2008 (St-Laurent et Dussault, 2012). Cette population, isolée géographiquement des autres populations et de l'aire de répartition continue du caribou forestier, a été réintroduite dans la réserve faunique des Laurentides (autrefois parc des Laurentides) à la fin des années 1960 (Jolicoeur, 1993). Elle a atteint sa taille maximale au début des années 1990, alors que 126 individus ont été répertoriés lors de l'inventaire aérien de 1992 (Banville, 1998). Depuis cette période, la taille de la population a régressé ou est demeurée relativement stable, selon les années (St-Laurent et Dussault, 2012). L'aire occupée par cette population semble toutefois s'être agrandie et englobe maintenant le parc national des Grands-Jardins, le parc national des Hautes-Gorges-de-la-Rivière-Malbaie, la partie nord du parc national de la Jacques-Cartier, la ZEC des Martres et le centre de la réserve faunique des Laurentides. Cette aire de répartition est donc caractérisée par une forte présence humaine, où les activités forestières et récréotouristiques sont omniprésentes, et où le réseau de routes et de chemins forestiers est particulièrement bien développé (1,66 km/km²). Environ 37% de l'aire de répartition du caribou forestier de Charlevoix est recouverte par des milieux perturbés par l'homme, principalement des coupes forestières et des routes. Cette aire de répartition fait partie des milieux les plus perturbés où vivent des caribous forestiers au Canada (Environnement Canada, 2011).

Le parc national des Grands-Jardins (310 km²) a été instauré en 1981 dans le but de conserver les landes à lichens et les pessières à cladonies (*Cladonia sp.*) matures qui fournissent le lichen dont le caribou forestier se nourrit principalement en hiver. Ce parc national contient suffisamment de lichens pour soutenir la population actuelle. En effet, une estimation conservatrice de la capacité de support de l'aire d'étude a été réalisée, et cette étude suggère que l'abondance actuelle des lichens arboricoles (principalement *Bryoria sp.* et *Usnea sp.*) et terricoles (principalement *Cladina sp.*) pourrait supporter plus de 134 caribous forestiers (Sebbane *et al.*, 2002). Il semble que le principal facteur limitant actuellement l'accroissement de la population de caribou forestier de Charlevoix soit la prédation par le loup gris et l'ours noir (Pinard *et al.*, 2011). En effet, malgré un bon taux de gestation (80% entre 2004 et 2007, Pinard *et al.*, 2011), le recrutement demeure faible dans cette population (<15%) dû au taux de mortalité par prédation élevé des veaux en bas âge. Une situation semblable a été observée, entre autres, chez des populations de caribous forestiers en Saskatchewan (Rettie et Messier, 1998) et en Alberta (McLoughlin *et al.*, 2003), ainsi que dans l'aire de répartition continue du caribou montagnard en Colombie-Britannique (Kinley et Apps, 2001; Wittmer, Sinclair et McLellan, 2005).

En plus de la présence des coupes forestières et d'un réseau de chemins forestiers développé, l'aire de répartition de la population de caribou forestier de Charlevoix est traversée en son centre par la route provinciale 175, qui lie les villes de Québec et Saguenay. La région du Saguenay-Lac-Saint-Jean compte plus de 300 000 habitants et la route 175 est le principal axe routier reliant cette région avec celle de la Capitale-Nationale (qui compte près d'un million d'habitants) et le reste du réseau autoroutier québécois. Or, en 2007, les gouvernements provincial et fédéral ont annoncé leur collaboration pour la réalisation d'un projet de réfection visant à faire de la route 175 une route plus sécuritaire pour les automobilistes. Cet important projet de réfection a débuté en 2006. Il consistait à modifier le tracé et à élargir la route sur un

peu plus de 220 km (dont 95 km dans l'aire de répartition du caribou forestier), la faisant passer de 2 voies à 4 voies séparées par un terre-plein central. Suite aux travaux, le ministère des Transports du Québec (MTQ) prévoyait une nouvelle route possédant une emprise 3 fois plus large que l'ancienne route (de 25 m avant à 90 m après, en moyenne) et une densité de trafic accrue. Vu l'ampleur du projet de réfection de la route 175, l'abondance des autres sources de perturbation présentes dans le paysage et la précarité de la population de caribou forestier de Charlevoix, il fut jugé nécessaire d'étudier les impacts potentiels de la nouvelle route sur la conservation de cette population vulnérable. L'objectif appliqué de cette thèse était de mesurer les impacts de la route 175 et des autres perturbations anthropiques sur le comportement et la survie du caribou forestier de Charlevoix, afin d'éclairer les gestionnaires sur la façon de conserver à long terme cette population dans le paysage.

0.6 Principales approches préconisées dans cette thèse

Acquisition des données

Le contexte particulier de la réfection de la route 175 dans l'aire de répartition du caribou forestier de Charlevoix a offert une opportunité unique de s'intéresser aux divers impacts des routes sur le comportement et la survie d'un grand ongulé sauvage. Toutefois, les grands ongulés (et particulièrement les caribous) se déplacent beaucoup et utilisent de grands domaines vitaux. La détection des caribous forestiers est complexifiée par le fait qu'ils se distribuent à faible densité dans le paysage. De plus, afin d'estimer l'utilisation de milieux peu fréquentés par les animaux (comme le sont les abords des routes pour le caribou), il était primordial d'obtenir des localisations fréquentes et précises (Fortin *et al.*, 2005). Ainsi, l'étude approfondie de leur comportement nécessitait une technologie permettant de les suivre en continu au cours de leurs déplacements.

Dans cette étude, la télémétrie GPS (*Global Positioning System*) a été préconisée puisqu'elle présente de nombreux avantages par rapport aux autres méthodes fréquemment employées pour évaluer les impacts des routes sur la faune, comme la télémétrie VHF (*Very High Frequency*, *e.g.*, Anderson *et al.*, 2005), l'utilisation de caméras déclenchées par le mouvement (*e.g.*, Muhly *et al.*, 2011), le pistage hivernal (*e.g.*, Alexander et Waters, 2000), les inventaires aériens (*e.g.*, Weir *et al.*, 2007), les décomptes de crottins (*e.g.*, Helle *et al.*, 2012) et les mesures de biomasse de lichen (*e.g.*, Dahle, Reimers et Colman, 2008). Entre autres, les colliers GPS permettent de récolter un grand nombre de localisations précises à fréquence constante, capturent l'ensemble des milieux utilisés par les individus et non seulement les abords des routes, et permettent d'identifier les individus suivis.

La grande longévité et le taux de reproduction lent des caribous forestiers faisaient en sorte que l'étude de leur survie requérait une base de données exhaustive basée sur plusieurs années de suivi. Ainsi, 59 caribous forestiers adultes (17 mâles et 42 femelles) ont été capturés et équipés d'un collier GPS entre 2004 et 2011. Cette longue série temporelle de données télémétriques fiables a permis d'explorer plusieurs facettes de l'écologie des caribous forestiers et d'évaluer les modifications engendrées par le développement du réseau routier.

Traitement des données

La sélection de modèles candidats à l'aide de critères d'information, dont le critère d'Akaike (AIC) popularisé par Burnham et Anderson (2002) et le critère Bayésien (BIC; Schwarz, 1978), est une approche populaire en écologie (Dochtermann et Jenkins, 2011; Symonds et Moussalli, 2011). Cette approche a été préconisée dans la présente étude. Ainsi, presque à chaque étape de cette thèse, un critère de sélection a été utilisé pour déterminer lequel des modèles candidats était le mieux supporté par les données empiriques parmi une liste de modèles élaborés *a priori* et dont la structure était basée sur des hypothèses alternatives et à partir de connaissances préalables sur l'espèce. Par la suite, une analyse détaillée de l'effet de chacune des variables incluses dans le ou les modèles retenus permettait de déterminer lesquelles expliquaient le mieux les variations de la variable réponse, cette dernière étant généralement liée au comportement ou à la performance individuelle des caribous forestiers.

Analyses de sélection d'habitat

Les interactions entre les animaux et leur habitat font partie intégrante de l'écologie des grands herbivores (Senft *et al.*, 1987), et une bonne compréhension du comportement animal passe par l'évaluation de l'utilisation que font les animaux des différentes ressources et contraintes par rapport à leur disponibilité dans l'habitat (Morris, 2003). Or, ce projet de recherche a souvent exploité l'étude du comportement de sélection d'habitat (ou sélection des ressources) pour déterminer les impacts des routes sur le caribou forestier à plusieurs échelles spatio-temporelles. Pour ce faire, des fonctions de sélection des ressources ont été employées (Manly *et al.*, 2002). Cette méthode a été préconisée puisqu'il s'agit d'un modèle statistique reconnu, performant et polyvalent (Boyce *et al.*, 2002).

L'étude de la sélection d'habitat a connu de nombreuses avancées au cours des dernières décennies, tant sur le plan théorique (*e.g.*, Mysterud et Ims, 1998; Abrams, 2000) que méthodologique (*e.g.*, Alldredge et Griswold, 2006; Thomas et Taylor, 2006). En se basant sur l'abondante littérature disponible sur le sujet [et plus particulièrement sur les recommandations de Aarts *et al.* (2008)], plusieurs précautions ont été prises au cours de cette étude afin d'obtenir des résultats fiables. Ainsi, 1) une forte proportion d'individus jugés représentatifs de la population (*e.g.*, individus des deux sexes) ont été suivis, 2) la disponibilité des ressources a été confinée au domaine vital des individus et non à l'aire d'étude globale, 3) la multicollinéarité entre les variables indépendantes a été réduite au minimum (Graham, 2003) et aucune paire de variables fortement corrélées n'a été incluse dans les analyses, 4) les individus ayant une distribution corrélée spatialement à celle d'un autre individu ont été retirés pour éviter de donner trop de poids à un comportement répété par des individus vivant en groupe (Millspaugh *et al.*, 1998) et 5) la forme de

la relation entre les variables dépendantes et indépendantes (*e.g.*, linéaire, quadratique) a été prise en compte dans les analyses. Toutes ces considérations ont permis d'assurer la validité des analyses de sélection d'habitat, tant au niveau du plan d'échantillonnage qu'au niveau des analyses statistiques et de leur interprétation biologique.

0.7 Objectifs et aspects novateurs employés dans cette thèse

L'objectif général de cette thèse était d'évaluer les impacts des routes sur le comportement des caribous forestiers ainsi que sur leur survie, un trait d'histoire de vie directement lié à la valeur adaptative des individus (*i.e.*, *fitness*; Gaillard *et al.*, 2000). Les 3 objectifs principaux correspondant aux 3 chapitres distincts composant cette thèse étaient de 1) évaluer les impacts des routes sur le comportement de sélection d'habitat du caribou forestier, en utilisant la ou les meilleures échelles de sélection, 2) évaluer l'influence du niveau de dérangement associé à une route sur différentes facettes du comportement d'évitement du caribou forestier et 3) évaluer si les réponses comportementales des caribous forestiers aux effets des routes avaient une influence sur des indices liés à la valeur adaptative des individus.

Chapitre I - Évaluation de la sélection d'habitat à des échelles multiples

Plusieurs approches complémentaires ont été employées afin d'évaluer l'influence des routes sur le comportement de sélection d'habitat du caribou forestier. D'abord, afin de bien contextualiser la réaction du caribou forestier par rapport aux routes, ce chapitre considère non seulement les effets des routes mais aussi une vaste gamme de caractéristiques de l'habitat, telles que les classes de végétation et la topographie. De plus, afin de considérer les changements annuels des conditions environnementales dans la sélection des ressources et l'évitement des routes par le caribou forestier, ce chapitre évalue la sélection d'habitat sur une base saisonnière.

Diverses méthodes ont été employées afin de sélectionner la meilleure échelle d'analyse de sélection d'habitat, comme par exemple la troncature des variables de

distance aux routes pour capturer leur impact selon le rayon de perception des caribous forestiers (Olden *et al.*, 2004) et l'évaluation du comportement de sélection d'habitat à diverses échelles spatiales établies selon un gradient allant de l'échelle locale à différentes échelles paysagères. Ce chapitre a permis de développer des approches méthodologiques inédites qui ont permis de considérer diverses échelles spatio-temporelles de façon simultanée, ce qui a rarement été fait par les écologistes qui étudient la sélection d'habitat (Wheatley et Johnson, 2009; DeCesare *et al.*, 2012). Cette démarche a été préconisée dans le but de déceler les principaux facteurs limitants expliquant la sélection d'habitat d'un grand ongulé sauvage vivant dans un milieu fortement perturbé par les coupes forestières et le réseau routier (Rettie et Messier, 2000).

Chapitre II – Influence de l'intensité du dérangement sur le comportement d'évitement

Le premier chapitre a permis de démontrer que les caribous forestiers évitaient les routes à plusieurs échelles spatio-temporelles, mais l'impact d'un éventuel changement dans l'intensité du dérangement provoqué par une route demeurerait inconnu. En effet, bien que plusieurs études aient démontré les impacts négatifs des routes sur le comportement animal (*e.g.*, Dyer *et al.*, 2002), aucune étude ne s'était attardée à la relation entre l'intensité du dérangement associé à une perturbation anthropique et la force de l'évitement chez un grand mammifère sauvage. Or, cette question était au cœur des préoccupations des biologistes oeuvrant pour la conservation du caribou forestier de Charlevoix, puisqu'il était possible que la réfection de la route 175 occasionne un évitement encore plus important chez le caribou forestier. Le deuxième chapitre a donc permis d'évaluer les impacts de la route 175 avant, pendant et après sa réfection, *i.e.*, à des niveaux de dérangement

différents. Le débit du trafic a aussi été pris en compte, de sorte que les différents niveaux de trafic ont aussi servis d'indices de l'intensité du dérangement sur la route. Les réactions du caribou forestier ont été évaluées en fonction de cette variabilité spatio-temporelle dans le degré de dérangement, grâce à plusieurs aspects de leur comportement, notamment leur sélection d'habitat, leur taux de déplacement et leur utilisation des milieux en périphérie de la route. La diversité des réactions comportementales évaluées dans ce chapitre a permis de dresser un portrait détaillé des impacts de l'augmentation de l'intensité du dérangement causé par une route sur le comportement du caribou forestier.

Chapitre III – Réactions comportementales et conséquences sur la performance individuelle

Après avoir démontré que les routes de façon générale, et la route 175 en particulier, avaient des impacts négatifs sur le comportement du caribou forestier, l'étape suivante semblait essentielle: vérifier si ces réactions comportementales se traduisaient par une modification de la probabilité de survie des caribous forestiers (Gill, Norris et Sutherland, 2001). Plusieurs études récentes ont suggéré qu'un mécanisme important pouvant affecter la survie des ongulés en milieu naturel était l'augmentation de la pression de prédation favorisée par la présence d'infrastructures humaines (e.g., Whittington *et al.*, 2011). L'objectif du troisième et dernier chapitre de cette thèse était donc de vérifier si la valeur adaptative des caribous forestiers adultes était affectée par les différentes sources de perturbation anthropique présentes dans l'aire d'étude, notamment les routes et les coupes forestières. En plus de la survie des adultes, les impacts des perturbations anthropiques sur d'autres indices de la performance individuelle des caribous forestiers ont été évalués, soit le taux de mise bas des femelles, la probabilité de survie de leur veau, ainsi que la superficie du

domaine vital des caribous forestiers adultes. L'influence des perturbations anthropiques sur ces traits d'histoire de vie a été évaluée sur un large spectre d'échelles, allant de l'échelle du domaine vital annuel jusqu'à diverses fenêtres spatio-temporelles centrées sur les derniers jours de vie des caribous forestiers morts par prédation. Cette étude unique a permis de démontrer les impacts des activités et infrastructures humaines sur des traits liés à la valeur adaptative d'individus adultes des deux sexes dans une population de caribou forestier.

CHAPITRE I

ASSESSING THE INFLUENCE OF RESOURCE COVARIATES AT MULTIPLE SPATIAL SCALES: AN APPLICATION TO FOREST- DWELLING CARIBOU FACED WITH INTENSIVE HUMAN ACTIVITY

Mathieu Leblond, Jaqueline Frair, Daniel Fortin, Christian Dussault, Jean-Pierre
Ouellet et Réhaume Courtois.

Paru en 2011 dans *Landscape Ecology*, vol. 26, p. 1433-1446.

1.1 Sommaire

Les animaux sélectionnent les ressources à diverses échelles spatiales, selon leurs besoins qui sont eux-mêmes variables dans le temps. Une bonne évaluation des effets respectifs des variables d'habitat sur le comportement de sélection des ressources nécessite de considérer simultanément différentes échelles de sélection, tout en tenant compte des variations saisonnières dans la sélection des ressources. Nous avons développé des modèles saisonniers multi-échelles évaluant l'influence du contexte paysager et de l'hétérogénéité des ressources locales sur la sélection des ressources par le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) à Charlevoix, Québec, un milieu fortement perturbé par diverses sources de dérangement anthropique. Nous avons suivi 23 individus par télémétrie GPS de 2004 à 2006 et avons estimé diverses fonctions de sélection des ressources qui permettent d'évaluer l'effet respectif des classes de végétation (incluant les perturbations causées par la coupe forestière), de la topographie et des routes sur la sélection d'habitat du caribou forestier. Chaque variable était mesurée à plusieurs échelles spatiales (*i.e.*, localement et dans des zones de 1, 2, 4 et 8 km de rayon autour des localisations).

Nous avons observé un seuil dans l'effet des routes, jusqu'à 0,75 km pour les chemins forestiers secondaires et 1,25 km pour les routes pavées et les chemins forestiers primaires. L'échelle spatiale la plus pertinente pour expliquer la sélection d'habitat du caribou forestier variait selon les saisons pour une variable donnée, et entre les variables pour une saison donnée. Ce résultat souligne l'importance d'inclure des variables décrivant le contexte paysager en plus des variables locales et de considérer des modèles de sélection d'habitat spécifiques à chaque saison biologique. Les milieux ouverts riches en lichen étaient fortement sélectionnés par le caribou forestier en hiver et au printemps, tandis que les forêts décidues, les milieux humides et les milieux nouvellement perturbés (≤ 5 ans) devenaient importants pour le caribou forestier durant la période de mise bas et l'été. Les caribous forestiers évitaient les routes pavées et forestières ainsi que les terrains accidentés aux échelles locale et paysagère. Avec cette étude, nous démontrons que le contexte à grande échelle contraint la sélection d'habitat à fine échelle. Négliger la nature hiérarchique du comportement de sélection d'habitat ou choisir arbitrairement une échelle inappropriée pourrait donc mener à des conclusions biaisées. Nous croyons que les plans de gestion pour les espèces rares ou en danger doivent absolument considérer la nature hiérarchique du comportement de sélection d'habitat des animaux.

1.2 Abstract

Efforts in isolating the relative effects of resources and disturbances on animal-distribution patterns remain hindered by the difficulty of accounting for multiple scales of resource selection by animals with seasonally dynamic drivers. We developed multi-scale, seasonal models to explore how local resource selection by the threatened forest-dwelling woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) was influenced by both broad-scale landscape context and local resource heterogeneity in the intensively managed region of Charlevoix, Québec, Canada, located on the southern border of the North American caribou range. We estimated resource selection functions using 23 GPS-collared caribou monitored from 2004 to 2006 and landscape data on vegetation classes, terrain conditions, and roads. We found evidence of thresholds in road "proximity" effects (up to 1.25 km), which underscores the importance of including landscape context variables in addition to locally measured variables, and of fitting seasonal-specific models given temporal variation in the magnitude of selection and optimal scale of measurement. Open lichen woodlands were an important cover type for caribou during winter and spring, whereas deciduous forests, wetlands, and even young disturbed stands became important during calving and summer. Caribou consistently avoided roads and rugged terrain conditions at both local and landscape levels. Landscape context fundamentally constrains the choices available to animals, and we showed that failing to consider landscape context, or arbitrarily choosing an inappropriate scale for measuring covariates, may provide biased inferences with respect to habitat selection patterns. Effective habitat management for rare or declining species should carefully consider the hierarchical nature of habitat selection.

1.3 Introduction

Models predicting animal occurrence have been used to identify biodiversity hotspots (Grand *et al.*, 2004), design reserves (Cabeza *et al.*, 2004), target habitat remediation (Nielsen, Stenhouse and Boyce, 2006), and focus animal reintroduction efforts (Schadt *et al.*, 2002). Predictive models linked to animal-location data in a geographic information system are becoming an essential tool for managing lands subject to multiple and often conflicting demands, such as resource extraction, recreation, and conservation. In the case of sensitive species, these models are particularly useful for ranking alternative land-management scenarios according to their potential impacts on animal-distribution patterns (Johnson and Gillingham, 2005). To support effective management actions, predictive models should be based on the mechanistic forces driving animal behaviour by including variables that best represent critical habitat resources and factors limiting population growth (*e.g.*, Johnson *et al.*, 2006). However, these factors are scale-dependent (Wiens, 1989; Levin, 1992; Wu, 2004): habitat characteristics may influence animal behaviour in multiple and possibly interacting spatio-temporal scales, indicative of a hierarchical decision-making process (Senft *et al.*, 1987; Wu and Loucks, 1995). As such, the habitat attributes most limiting to animals are likely to change seasonally (*e.g.*, Rettie and Messier, 2000), and the scale at which animals perceive their environment may vary over time and space.

Assessing selection at one spatio-temporal scale of inference may be misleading without directly accounting for decisions at broader scales (Li and Wu, 2007). Useful insights into hierarchical resource selection have been gained by considering habitat attributes at multiple, discrete scales (*e.g.*, Johnson, Parker and Heard, 2001; Boyce *et al.*, 2003), and multi-scale models were shown to consistently rank better than single-

scale models in their capacity to predict animal behaviour and distribution (*e.g.*, Cushman and McGarigal, 2004; Johnson *et al.*, 2004; Graf *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2006; Meyer and Thuiller, 2006; Boscolo and Metzger, 2009). However, post hoc inference across scales remains conceptually challenging, because constraints (*e.g.*, energy costs, predation) and availability of resources may vary concomitantly, both locally and at broad scales (Levin, 1992). When prediction of animal distribution is the goal, simultaneously accounting for multiple levels of selection within a single model can yield greater predictive accuracy compared to the independent estimation of selection models at different scales, especially in the context of heterogeneous and fragmented landscapes (Johnson *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2006). Relative to such single-scale approaches, multi-scale modeling may be of greater value for directing habitat-management decisions and conservation actions (Thompson and McGarigal, 2002; Thornton, Branch and Sunquist, 2011).

We derived multi-scale resource selection functions (RSF; Manly *et al.*, 2002) for an isolated population of the threatened forest-dwelling woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in the Charlevoix region of Québec, Canada (Figure 1.1). Located at the southernmost extent of caribou range in North America, the region is subject to a high degree of anthropogenic habitat alteration. Given that as few as 70–75 caribou occupied the Charlevoix region during our study (unpublished aerial survey data), anthropogenic habitat modification and disturbance may put the caribou population at greater risk of local extinction. This population could, therefore, provide valuable conservation insights by revealing how caribou could persist in landscapes subjected to intensive management. Moreover, because of their high vagility and large home ranges (*i.e.*, they use ‘whole landscapes’ *sensu* Manning *et al.*, 2006), caribou may perceive resource aggregations and human disturbances on a large spectrum of scales.

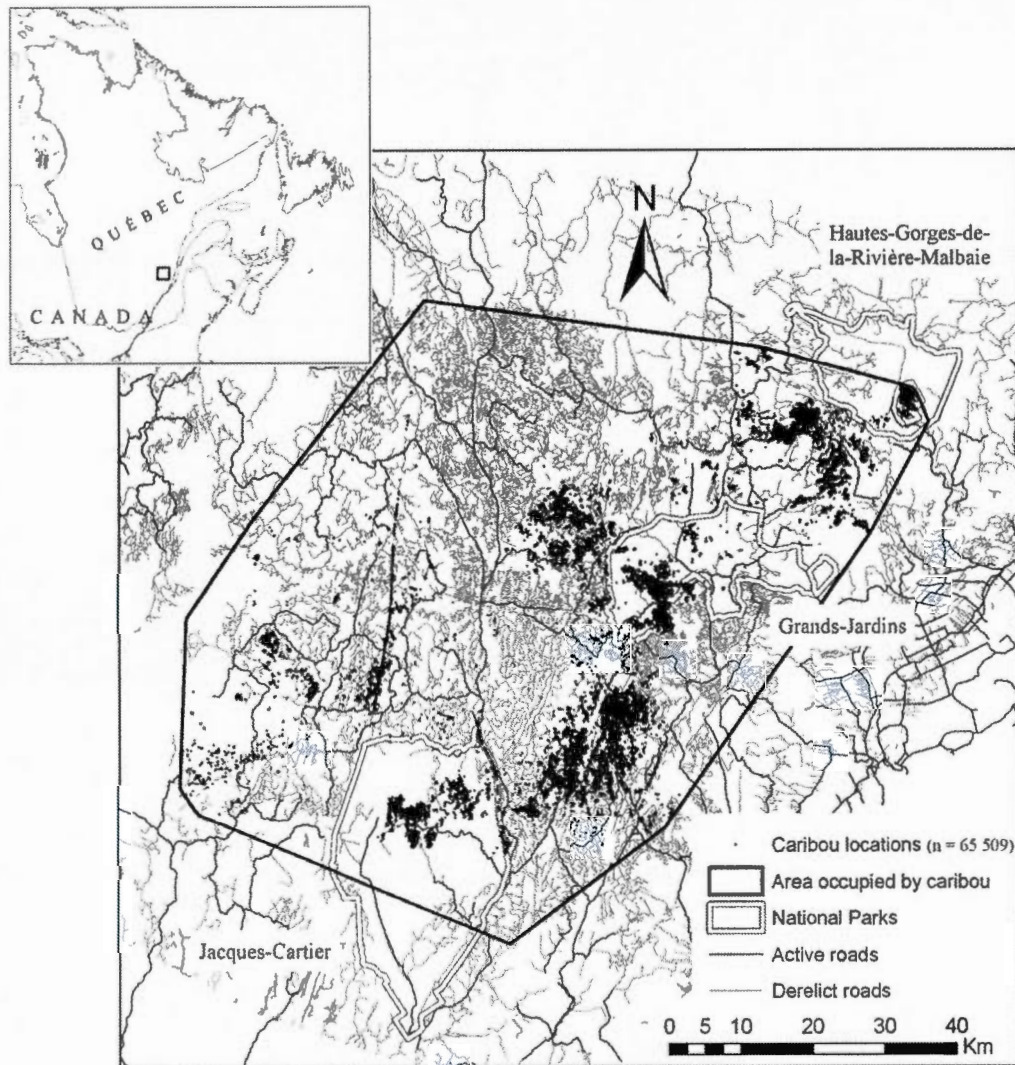


Figure 1.1. Study area in Charlevoix, Québec, Canada, showing the road network created largely for resource extraction in the region. National parks boundaries, forest-dwelling caribou locations obtained by GPS telemetry, and the extent of caribou range are also shown.

We investigated the hypothesis that resource selection by caribou is determined by major limiting factors such as food distribution and predation risk, and that caribou are forced to make trade-offs to cope with local resource accessibility and broader scale constraints (Rettie and Messier, 2000; Li *et al.*, 2006). Because both caribou needs (*e.g.*, changing energetic demands associated with pregnancy, parturition, and lactation) and the spatial distribution of resources and risks (*e.g.*, forage availability changes with snow cover and plant phenology; human activities vary seasonally due to resource access, hunting regulations, and recreational use) vary between seasons, we further hypothesized that the scale of selection for a given resource would vary among seasons. We expected caribou to select landcover types providing abundant food sources (*e.g.*, open lichen woodlands, Rettie, Sheard and Messier, 1997) or cover (*e.g.*, mature conifer forests, Wittmer *et al.*, 2007) while avoiding areas carrying higher predation risk (*e.g.*, regenerating stands, Seip, 1992; James *et al.*, 2004), risk of anthropogenic disturbance (*i.e.*, roads, James and Stuart-Smith, 2000; Dyer *et al.*, 2001) or movement costs (*e.g.*, rugged terrain, Johnson *et al.*, 2002). We investigated whether caribou selection was consistently made at particular scales of measurement or whether individual covariates varied with respect to their optimal measurement scale, which covariates and scales explained the most variance in caribou selection patterns, and whether selection was relatively constant or dynamic among seasons. Ultimately, we identified the combination of attributes that best predicted potential caribou distribution on a seasonal basis to gain a comprehensive picture of caribou habitat needs in this intensively managed region.

1.4 Methods

Study area

Our study area (~5800 km²) included the Grands-Jardins National Park, Québec, Canada (47°45'N, 70°50'W), which is the historical wintering range of the Charlevoix caribou (Figure 1.1). Caribou also extensively used areas surrounding the park, including the Jacques-Cartier and Hautes-Gorges-de-la-Rivière-Malbaie national parks, and the Laurentides Wildlife Reserve. Caribou hunting was prohibited in the study area, and commercial logging occurred in the wildlife reserve, but was prohibited in the national parks. Our study area receives a heavy annual snowfall (average >350 cm) and is characterized by a mixture of coniferous and mixed forest stands, typical of the boreal region. Balsam fir (*Abies balsamea*) and black spruce (*Picea mariana*) dominate at higher altitudes, whereas valleys and low-lying sectors are covered with mixed and deciduous stands. The Grands-Jardins park also encompasses extensive areas covered by *Cladina spp.*, *Cladonia spp.*, and *Cetraria spp.* lichens (Duchesne, Côté and Barrette, 2000). The study area is approximately 56% forested, and 37% is covered by disturbed habitats, mostly clearcuts and road networks.

Capture and telemetry

Between April 2004 and March 2006 we captured 24 adult female caribou by net-gunning from a helicopter (Potvin and Breton, 1988), and fit them with GPS telemetry collars (Telonics Inc. models TGW-3600 and TGW-3680) programmed to collect locations every 3 or 7 h depending upon collar model. Capture and handling

procedures were approved by Animal Welfare Committees (certificates delivered to the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec [MRNF], Université du Québec à Rimouski, and Université Laval). We recaptured caribou periodically (at 1- or 2-year intervals) to download location data and replace battery packs. We collected an average of 1,320 locations by individual and year. We estimated GPS positional accuracy to be ≤ 35 m, 95% of the time (Dussault *et al.*, 2001).

Spatial data

We used digital forest maps provided by the MRNF to determine land cover types using ArcGIS 9.3 (ESRI Inc., Redlands, California, USA). These vector maps were derived from aerial photographs taken in 1998 at the scale of 1:20,000, with a minimum mapping unit (*i.e.*, the grain) of 4 ha for forest stands and 2 ha for non-forested areas (*e.g.*, water bodies, unproductive open lands). We updated maps each year to include new clearcuts and roads, and combined data into nine vegetation classes based on dominant cover type, tree height and age classes, and expectations of their importance to forest-dwelling caribou (*e.g.*, Courbin *et al.*, 2009; Hins *et al.*, 2009). Vegetation classes included old mature conifer-dominated forests (conifer and mixed stands >90 years old; availability = 12.5% of the landscape), young mature conifer-dominated forests (conifer and mixed stands 50–90 years old; 32.0%), mature deciduous forests (>50 years old; 2.1%), recent clearcuts or natural disturbances (≤ 5 years old; 5.6%), old clearcuts or natural disturbances (6–20 years old; 10.4%), regenerating stands (generally >20 years after disturbance; 25.3%), open lichen woodlands (1.2%), wetlands (2.3%), and other (*e.g.*, lakes, powerlines; 8.6%). We used a digital elevation model having a 50-m resolution to quantify terrain conditions.

To represent different levels of potential human disturbance to caribou, we discriminated between active roads (highways and 1st order forestry roads) and potentially derelict roads (2nd and 3rd order forestry roads, see Desautels *et al.*, 2009). Active roads were 35–90 m wide (including right-of-ways), routinely maintained even during winter, and had a life expectancy of at least 10 years (much more for highways). Derelict roads were 15–30 m wide (including right-of-ways) with a life expectancy of a few months up to a maximum of 10 years (Desautels *et al.*, 2009). Derelict roads were not maintained after logging operations were completed, but may be inadvertently maintained by frequent use by hunters and recreotourists. Our dataset is likely to include all active roads and most, but not all, derelict roads due to the dynamic aspect of forestry road creation by logging companies. All derelict roads were located within 3 km of a clearcut that occurred less than 20 years ago, thus we are confident that most derelict roads were still present in the landscape during this study.

Multi-scale design

Our approach was to model multiple scales of the same resource covariates and keep each covariate at its most appropriate scale, in order to improve our ability to identify aggregations of essential resources and disturbances having the strongest impact on caribou distribution. First, we quantified the local level of selection, *i.e.*, variables measured precisely at specific locations. For each caribou (and random) location, we recorded local vegetation class, elevation, and slope. We also calculated the minimum distance from each location to the closest active ($\bar{x} = 2.2 \text{ km} \pm 1.4 \text{ SD}$) and derelict road ($0.8 \text{ km} \pm 0.7 \text{ SD}$). Rather than assume a priori an effect distance based on a hypothetical range of perception, we used a model selection approach to gain an

empirically-based estimate of road-effect distances (see Section "Resource selection functions"). We compared models including unconstrained distance variables to models where distance variables were truncated to maximum effect distances of 0.25, 0.5, 0.75, 1, 1.25, 1.5, 1.75, and 2 km (hereafter called spatially-constrained models). We explored larger distances during preliminary analyses, but model fit never increased beyond 2 km.

Next, we characterized the landscape context surrounding caribou and random locations by summarizing vegetation, terrain, and road conditions within circular buffers around each location. Buffer radii of 1, 2, 4, and 8 km (3.1, 12.6, 50.3, and 201.1 km², respectively) corresponded to a range of hierarchical movement decisions by caribou made on the temporal scale of ≤ 1 day (daily movement distance $\bar{x} = 2.2$ km \pm 2.6 SD) to several months (seasonal home-range sizes $\bar{x} = 143$ km² \pm 214 SD). Each buffer represented a distinct spatial extent (Wu, 2007), and we kept grain size (*i.e.*, the size of the individual mapping units) constant across the different extents. Within each buffer we estimated the percentage of each of the nine vegetation classes, as well as indices of terrain ruggedness (the coefficient of variation in either elevation or slope). Finally, we measured the density of active or derelict roads independently, and the density of both combined, within each buffer. This approach was used to test for potential differences in the response of caribou to active and derelict roads, which have different characteristics and local densities (0.19 km/km² vs. 1.47 km/km² for active and derelict roads, respectively). We expected caribou to respond more strongly to active roads in areas where their local density was similar to that of derelict roads.

Resource selection functions

We fit mixed-effect RSF models of the form $w(x) = \exp(\beta_1 x_{1ij} + \dots + \beta_n x_{nij} + \gamma_{0j})$, where $w(x)$ is the relative probability of use, β_n is the estimated coefficient for covariate x_n , and γ_{0j} is the random per-subject intercept (Gillies *et al.*, 2006). RSFs contrasted observed and random locations, with random locations drawn from a uniform distribution within the 100% minimum convex polygon (MCP) of the locations collected for each caribou during a year. We estimated seasonal models within each of five biologically meaningful seasons delineated by Courtois (2003): spring (15 April–20 May), calving (21 May–20 June), summer (21 June–14 September), rut (15 September–31 October), and winter (1 November–14 April). Following Boyce *et al.* (2003), we determined availability in resources within caribou annual home ranges (100% MCP) to maximize contrast between used and available areas, and held availability constant across all analyses while allowing use to vary among seasons. Thus, our analyses assessed selection of seasonal use areas relative to the characteristics of the broader landscape, so as to identify variables most limiting to caribou distribution at a regional scale. We fit models using PROC GLIMMIX in SAS (SAS Institute Inc., Cary, North Carolina), which approximates the marginal log-likelihood using an adaptive Gauss-Hermite quadrature that allows true likelihood-based inference (Bolker *et al.*, 2009).

We determined the level of support for each model using the Bayesian Information Criterion (BIC). Prior to estimating RSFs, we determined whether caribou were independent from one another based on their proximity (Millspaugh *et al.*, 1998), and withheld one individual who maintained an average distance of <1 km to another caribou throughout the whole study ($n = 23$ caribou for RSF analysis). We performed collinearity diagnostics using PROC REG in SAS, and discarded collinear covariates

that did not increase model parsimony (<2 from BIC_{\min}). We set individual as a random intercept to account for differences in sample size among caribou (Gillies *et al.*, 2006), and entered the animal as a new individual each year to account for variation in selection among years due to variable weather conditions. We included a second-order polynomial term for elevation, which was also centered around the mean to improve model fit.

Our model selection approach first involved identifying the road-effect distance at the local level of selection. The candidate model set included vegetation class as a categorical variable (with young mature conifer as the reference category), slope and elevation, and either unconstrained or spatially-constrained road distance variables. The top-ranking model from this round of analyses identified the covariates representing local selection choices by caribou. Next, we added covariates representing landscape context to this best local model. For any given context variable, a total of four possible candidate models were created (representing the four possible spatial extents). We reported an "intra-group" ΔBIC ($BIC_i - BIC_{\min}$) to identify the best supported extent for a given context variable (*i.e.*, the one associated with the top-ranking model among the four spatial extents under evaluation), and also an "inter-group" ΔBIC across the five competing landscape context variables (percentage of vegetation class coverage, terrain ruggedness, active road density, derelict road density, and total road density), to identify which variables received the greatest overall support at this stage. Ultimately, the final set of candidate models included the best local and landscape context variables for each season. We employed k -fold cross-validation to evaluate the robustness of our RSFs (Boyce *et al.*, 2002). The approach was based on Spearman rank correlation coefficient (r_s), with a high value being indicative of a robust model. For each model, we reported the averaged \bar{r}_s resulting from ten randomization procedures.

1.5 Results

We observed strong support for spatially-constrained rather than unconstrained road distance effects, with a threshold distance for active roads at 1.25 km and derelict roads at 0.75 km (Table 1.1). Models including any variable representing the landscape context (related to vegetation, terrain, or roads at any extent) always received greater support than models containing local variables only (*i.e.*, the Local model; Table 1.2). Vegetation context (percent cover of each vegetation class) explained more variation in selection by caribou at the landscape-level than other context variables (substituting other context variables for vegetation yielded $\Delta\text{BIC} \geq 808.52$; Table 1.2). However, integrating vegetation, terrain, and road context metrics into a single model proved to be the most parsimonious overall (Table 1.3). All RSFs were robust to cross-validation, with $\bar{r}_s \geq 0.949$ ($P < 0.001$).

We observed no consistent trend in the extents that caribou responded to either for different variables within a season or for the same variable among different seasons. For example, vegetation classes influenced caribou selection within a 4-km spatial extent in winter, a 1-km spatial extent in spring, and an 8-km spatial extent from calving to rut. Moreover, during spring, caribou were influenced by vegetation within spatial extents of 1 km, but by terrain ruggedness and road density within spatial extents of 8 km (Table 1.3). Nevertheless, the ranking of the most influential context variables remained relatively constant across seasons, with the percentages of different vegetation classes always ranking above terrain and road contexts. Moreover, the most common extent responded to by caribou was the largest one – a radius of 8 km.

Caribou generally avoided roads (both active and derelict) at both the local and landscape levels (Table 1.4). Caribou consistently selected for higher elevations while

avoiding steeper slopes at the local level and rugged terrain conditions at the landscape level. In contrast, caribou selection of vegetation varied seasonally. Caribou switched from selecting predominantly for open lichen woodlands (*i.e.*, strong local and landscape-scale selection) during winter to a more diverse selection of vegetation classes through calving-rut. Open lichen woodlands ranked first among vegetation classes at the local level from rut to spring, and ranked first or second at the landscape level during winter and spring, respectively. During the calving and summer periods, open lichen woodlands were selected for at the local level but avoided at the landscape level. Moreover, during these seasons caribou exhibited a higher selection for deciduous forest and young disturbed stands and wetlands. Regenerating forest stands (those >20 years post-harvest) were consistently avoided by caribou at the local level across all seasons despite caribou selecting landscapes where this vegetation class was abundant from summer to winter.

Table 1.1. Relative support of road distance effect models based on annual resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. Model log-likelihood (LL) and difference in BIC values (Δ BIC) are given. *Basic* corresponds to vegetation variables (old mature conifer, open lichen woodland, wetland, young disturbance, old disturbance, deciduous, regenerating, and other) and topography (elevation and slope) estimated at the local scale (parameters (k) = 13, n = 65 509 caribou locations). Distances to nearest active and derelict roads were continuous up to the maximum distance indicated in the table, *i.e.*, unconstrained models were strictly continuous, whereas others were linear-truncated at either 0.25, 0.5, 0.75, 1, 1.25, 1.5, 1.75, or 2 km

Rank	Candidate model		LL	Δ BIC
		Distance to nearest active road (km)	Distance to nearest derelict road (km)	
1	<i>Basic</i>	+ 1.25	+ 0.75	-79551.1 0.0
2	<i>Basic</i>	+ 1.25	+ 1	-79597.4 92.6
3	<i>Basic</i>	+ 1.25	+ 0.5	-79615.9 129.6
4	<i>Basic</i>	+ 1.25	+ 1.25	-79681.1 259.9
5	<i>Basic</i>	+ 1.25	+ 1.5	-79830.5 558.6
6	<i>Basic</i>	+ 1.25	+ 1.75	-79986.5 870.7
7	<i>Basic</i>	+ 1.25	+ 0.25	-80070.6 1038.9
8	<i>Basic</i>	+ 1.25	+ 2	-80110.0 1117.7
9	<i>Basic</i>	+ 1.25	+ Unconstrained	-80448.3 1794.4
10	<i>Basic</i>	+ 1	+ Unconstrained	-80467.6 1832.9
11	<i>Basic</i>	+ 1.5	+ Unconstrained	-80513.3 1924.4
12	<i>Basic</i>	+ 0.75	+ Unconstrained	-80575.6 2048.9
13	<i>Basic</i>	+ 1.75	+ Unconstrained	-80703.1 2303.9
14	<i>Basic</i>	+ 0.5	+ Unconstrained	-80793.5 2484.8
15	<i>Basic</i>	+ 2	+ Unconstrained	-80958.6 2815.0
16	<i>Basic</i>	+ 0.25	+ Unconstrained	-81250.8 3399.3
17	<i>Basic</i>	+ Unconstrained	+ Unconstrained	-81817.4 4532.5

Table 1.2. Relative support of extent effect models identifying the landscape context that best explains seasonal resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. Number of caribou locations (n), model parameters (k), and difference in BIC values (Δ BIC) within (same context variable, different scale) and among groups of variables are given. All extent models also include the local model, which corresponds to local values of vegetation classes (old mature conifer, open lichen woodland, wetland, young disturbance, old disturbance, deciduous, regenerating, and other), topography (elevation and slope), and distance to road effects (nearest distances to active roads up to 1.25 km and to derelict roads up to 0.75 km). Bold Δ BIC values indicate the most parsimonious intra- and inter-group models

Candidate model	k	Winter ($n = 21\ 750$)			Spring ($n = 12\ 904$)			Calving ($n = 10\ 595$)			Summer ($n = 13\ 695$)			Rut ($n = 6\ 565$)		
		Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC
Active roads 1 km	14	201.45			10.59			397.15			0.00	3462.59		71.46		
Active roads 2 km	14	170.43			0.39			344.40			75.74			23.22		
Active roads 4 km	14	0.00	4667.30	25.07				0.00	3104.13	69.40			0.00	1497.97		
Active roads 8 km	14	108.46			0.00	1828.58	178.46			64.34			95.74			
Derelict roads 1 km	14	364.97			321.90			362.86			122.39			196.55		
Derelict roads 2 km	14	0.00	3981.32	247.58				234.32			144.30		0.00	1087.87		
Derelict roads 4 km	14	455.40			186.37			96.28			207.60			232.62		

(continued)

(continued)

Candidate model	<i>k</i>	Winter	Spring (<i>n</i> = 12 904)				Calving (<i>n</i> = 10 595)				Summer (<i>n</i> = 13 695)				Rut (<i>n</i> = 6 565)			
		Intra-group ΔBIC	Inter-group ΔBIC	Intra-group ΔBIC	Inter-group ΔBIC	Intra-group ΔBIC	Inter-group ΔBIC	Intra-group ΔBIC	Inter-group ΔBIC	Intra-group ΔBIC	Inter-group ΔBIC	Intra-group ΔBIC	Inter-group ΔBIC	Intra-group ΔBIC	Inter-group ΔBIC	Intra-group ΔBIC	Inter-group ΔBIC	
Derelict roads 8 km	14	26.78		0.00	1407.58	0.00	2898.22	0.00	2833.78	0.00	367.06							
Total roads 1 km	14	272.75		339.73		531.50		42.65		236.77								
Total roads 2 km	14	0.00	4119.02	307.24		305.50		118.84		0.00	1030.16							
Total roads 4 km	14	450.86		237.83		82.11		157.59		254.57								
Total roads 8 km	14	7.52		0.00	1383.16	0.00	2770.26	0.00	2873.38	0.00	426.36							
Topography 1 km	15	151.19		597.14		802.63		2292.79		107.66								
Topography 2 km	15	387.52		734.12		645.73		1243.19		0.00	1312.41							
Topography 4 km	15	256.66		853.81		324.01		0.00	1034.94	3.53								
Topography 8 km	15	0.00	4478.16	0.00	808.52	0.00	2638.60	775.93		139.45								
Vegetation 1 km	21	545.97		0.00	0.00	2544.73		2588.82		1101.59								
(continued)																		

(continued)

(continued)

Candidate model	<i>k</i>	Winter (<i>n</i> = 21 750)			Spring (<i>n</i> = 12 904)			Calving (<i>n</i> = 10 595)			Summer (<i>n</i> = 13 695)			Rut (<i>n</i> = 6 565)		
		Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC	Inter-group Δ BIC	Intra-group Δ BIC
Vegetation 2 km	21	335.24		659.97		2489.95		2585.05		941.59						
Vegetation 4 km	21	0.00	0.00	656.99		1772.40		1982.81		893.18						
Vegetation 8 km	21	978.63		397.70		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Local	13	0.00	4897.32	0.00	1845.11	0.00	3522.28	0.00	3545.59	0.00	1590.54					

Table 1.3. Relative support of extent effect models describing seasonal resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. The landscape extent associated with vegetation, terrain, and roads models and the variables included in the roads models (active, derelict, or all) varied among seasons and were based on the best approximating model determined by intra-group analysis (see Tables 1.2, 1.5). Bold Δ BIC values indicate the most parsimonious models by season

Candidate model	<i>k</i>	Winter (<i>n</i> = 21 750)	Spring (<i>n</i> = 12 904)	Calving (<i>n</i> = 10 595)	Summer (<i>n</i> = 13 695)	Rut (<i>n</i> = 6 565)
Local	13	5333.28	2727.40	4025.81	5764.13	2227.20
Local + Density of roads	14	4417.28	2265.45	3273.79	5052.32	1666.82
Local + Terrain ruggedness	15	4914.12	1690.81	3142.13	3253.48	1949.07
Local + Percentage of vegetation classes	21	435.96	882.29	503.53	2218.54	636.66
Local + Density of roads + Terrain ruggedness	16	4055.33	1651.44	2669.99	2862.20	1390.65
Local + Density of roads + Percentage of vegetation classes	22	553.64	567.73	262.37	1854.03	172.46
Local + Terrain ruggedness + Percentage of vegetation classes	23	0.00	63.77	159.82	406.07	380.34
Local + Density of roads + Terrain ruggedness + Percentage of vegetation classes	24	141.63	0.00	0.00	0.00	0.00

Table 1.4. Selection coefficients (β) and 95% confidence limits (95% CL) of the most parsimonious seasonal models (see Table 1.3) of resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. Spatial extents of landscape-level variables may vary between seasons (see Tables 1.2, 1.5). Results of model validation (Spearman correlation r_s values) are provided

Variable	Winter (<i>n</i> = 21 750)		Spring (<i>n</i> = 12 904)		Calving (<i>n</i> = 10 595)		Summer (<i>n</i> = 13 695)		Rut (<i>n</i> = 6 565)	
	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL
<i>Local selection</i>										
<i>Vegetation classes^a</i>										
Old mature conifer	0.50	0.22:0.78	0.37	0.07:0.66	0.08	-0.19:0.36	-0.04	-0.35:0.28	1.35	1.00:1.71
Open lichen woodland	1.29	0.89:1.69	1.35	0.94:1.76	1.00	0.45:1.56	0.90	0.31:1.50	2.42	1.95:2.90
Wetland	0.94	0.43:1.46	0.32	-0.25:0.88	1.30	0.75:1.85	1.02	0.71:1.34	1.96	1.64:2.27
Deciduous	0.18	-0.35:0.70	-0.17	-0.95:0.61	2.09	1.38:2.79	1.30	0.66:1.93	0.37	-0.84:1.58
Young disturbance (≤ 5 yr)	0.65	0.32:0.98	0.43	0.17:0.69	0.97	0.56:1.37	1.63	1.27:2.00	2.05	1.70:2.40
Old disturbance (6-20yr)	0.14	-0.27:0.55	0.52	0.23:0.82	0.29	-0.17:0.75	0.49	0.16:0.83	1.61	1.13:2.09
Regenerating (> 20 yr)	-0.82	-1.26:-0.38	0.15	-0.25:0.55	-1.14	-1.61:-0.68	-1.23	-1.62:-0.84	-0.59	-1.01:-0.16
Other	0.73	-0.17:1.62	1.01	0.04:1.98	0.52	-0.32:1.36	0.30	-0.26:0.86	1.17	0.24:2.10
<i>Topography</i>										
Elevation (m)	0.01	0.01:0.01	0.01	<0.01:0.01	0.01	<0.01:0.01	<0.01	<0.01:0.01	<0.01	<0.01:0.01
Elevation ²	<0.01	<0.01:<0.01	<0.01	<0.01:<0.01	<-0.01	<-0.01:<0.01	<-0.01	<-0.01:<-0.01	<0.01	<-0.01:<0.01
Slope (°)	-0.04	-0.06:-0.02	-0.04	-0.06:-0.03	-0.03	-0.05:-0.01	-0.05	-0.07:-0.03	-0.08	-0.09:-0.06

(continued)

(continued)

Variable	Winter (n = 21 750)		Spring (n = 12 904)		Calving (n = 10 595)		Summer (n = 13 695)		Rut (n = 6 565)	
	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL
<i>Distance to roads effect</i>										
Distance to active road (up to 1.25 km)	1.45	1.08:1.81	0.23	-0.28:0.75	0.82	0.21:1.43	1.30	0.86:1.73	0.63	0.15:1.11
Distance to derelict road (up to 0.75 km)	1.82	1.34:2.30	-0.89	-1.73:-0.04	1.35	0.60:2.09	0.63	-0.08:1.33	0.13	-0.46:0.71
<i>Landscape-level selection</i>										
<i>Percentage of vegetation classes^a</i>										
Old mature conifer	1.04	-1.24:3.32	0.62	-0.61:1.85	-2.94	-7.51:1.63	-1.09	-5.91:3.73	-5.45	-9.81:-1.08
Open lichen woodland	17.00	12.33:21.67	4.83	0.17:9.49	-41.53	-66.79:-16.26	-44.64	-70.22:-19.07	-2.51	-21.61:16.59
Wetland	0.14	-18.79:19.07	4.84	1.15:8.54	-11.06	-73.72:51.59	-14.41	-65.27:36.46	35.13	2.69:67.56
Deciduous	-5.10	-16.86:6.66	3.34	-0.61:7.29	28.22	8.92:47.51	18.76	-4.27:41.79	-4.69	-26.21:16.84
Young disturbance (≤ 5 yr)	-2.77	-6.60:1.06	0.92	-0.29:2.13	-8.46	-16.62:-0.30	-9.10	-16.78:-1.42	-15.31	-21.92:-8.70
Old disturbance (6-20yr)	1.19	-1.85:4.23	1.46	0.27:2.65	-4.46	-13.07:4.16	-3.43	-10.72:3.85	-13.84	-20.81:-6.88
Regenerating (> 20 yr)	2.36	-0.24:4.95	-4.03	-5.74:-2.32	0.67	-4.34:5.68	2.49	-2.97:7.94	0.09	-3.26:3.45
Other	-10.73	-17.66:-3.80	-1.44	-3.33:0.46	-10.71	-33.12:11.69	2.23	-23.05:27.51	28.04	10.57:45.50

(continued)

(continued)

Variable	Winter (<i>n</i> = 21 750)		Spring (<i>n</i> = 12 904)		Calving (<i>n</i> = 10 595)		Summer (<i>n</i> = 13 695)		Rut (<i>n</i> = 6 565)	
	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL
<i>Terrain ruggedness</i>										
CV of elevation	8.00	-0.68:16.68	3.46	-3.69:10.60	^b	—	-16.22	-28.13:-4.31	-9.46	-19.27:0.35
CV of slope	0.69	-3.73:5.12	-6.17	-10.65:-1.70	-7.49	-14.67:-0.32	-11.15	-15.28:-7.02	-3.09	-4.64:-1.55
<i>Road density</i>										
Density of derelict roads, 8 km extent							-1.12	-1.85:-0.40		
Density of roads (active + derelict)			-0.47	-1.05:0.10	-0.91	-1.72:-0.10			-0.77	-0.93:-0.60
Random effect (individual (year))	1.33	-0.93:3.59	0.29	-0.13:1.01	0.36	-0.14:0.85	1.23	-3.16:5.62	0.30	-0.44:1.04
Validation (Spearman \bar{r}_s)		0.949		0.982		0.999		0.984		0.996

^a The reference category being the young mature conifer-dominated forests^b Collinear covariates that did not increase model parsimony (<2 from BIC_{min}) were dropped from the models (indicated by —)

1.6 Discussion

Multi-scale selection

The behaviour of Charlevoix caribou appeared to be a hierarchical decision-making process (Senft *et al.*, 1987; Wu and Loucks, 1995; Rettie and Messier, 2000; Fortin *et al.*, 2003), because they expressed habitat selection differently depending on the spatial extent of the habitat covariates we examined. By estimating multi-scale models of resource selection among seasons and comparing them using information theory, we observed that not only the magnitude of selection (as is generally assessed in classic habitat selection studies), but also the scale at which caribou evaluate resource aggregations, varied throughout the year (see Table 1.5 for a summary of the main differences in scales between habitat features and seasons). An example of this was the avoidance by caribou of areas of high road density within 8 km spatial extents in spring, calving, and summer, and within 2 km spatial extents during rut. This behavioural response may reflect a decrease in the sensibility of caribou to human disturbance during the rutting period, when the main driver of caribou movements is to find a mating partner. This result provides support to our hypothesis that the scale of selection for a given resource should vary between seasons, and demonstrates the importance of considering relevant (and potentially different) scales for each season, a practice that has seldom been used by ecologists studying resource selection by animals (Wheatley and Johnson, 2009).

Table 1.5. Spatial extents (*i.e.*, radius of a circle made around each caribou location, in km) of the most parsimonious vegetation, terrain, and roads seasonal models affecting seasonal resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada. The best spatial extent describing caribou selection varied between seasons for a given habitat feature, and between different features within a season

	Spatial extent (km)				
	Winter	Spring	Calving	Summer	Rut
Percentage of vegetation classes	4	1	8	8	8
Terrain ruggedness	8	8	8	4	2
Road density	— ^a	8	8	8	2

^a Road density covariates were not retained in the best model during winter

We also found that the behaviour of caribou could relate to a particular habitat feature differently depending on the spatial extent at which it was measured, even within a given season. For example, we found that, during summer, caribou avoided open lichen woodlands at the 8-km spatial extent (*i.e.*, caribou progressively left areas rich in open lichen woodlands following winter), but maintained their local selection for these land cover types. Using a similar approach, Thompson and McGarigal (2002) showed that bald eagles (*Haliaeetus leucocephalus*) avoided human disturbance at the local scale, but showed strong selection for areas where human activity was low-moderate at a coarser scale. These examples likely reflect a trade-off in habitat selection for a single habitat feature perceived at different scales simultaneously by the animal. Hence, both local and landscape scales are needed to describe resource selection behaviour accurately, as landscape context is constraining local decisions made by animals.

In addition to allowing a better assessment of the relationship of the animals and their surrounding environment, characterizing habitat attributes at different scales simultaneously in a single model allows for multi-scale inferences while controlling for collinearity. In contrast, when building multiple selection models at different scales, it becomes difficult to determine whether variations in selection among scales simply reflect the response to a collection of variables measured at other scales or if it truly outlines multi-scale perception of the habitat by the animals. Our RSFs provide a nonarbitrary way of defining suitable scales for resource selection by caribou, which ultimately should provide a more comprehensive understanding of critical habitat for the preservation of the species. By only measuring local selection and/or selecting a single scale of analysis for every covariate for a given period (perhaps by assigning scales *a priori*), we would have averaged out selection estimates to a scale potentially irrelevant to caribou during this period (Li and Wu, 2007). Local and landscape-level covariates provided complementary information about the hierarchical decision-making process of caribou, and must be addressed simultaneously (*e.g.*, the minimum distance of an individual to the nearest road reveals nothing about the abundance of roads in its vicinity, which is best captured by road density).

Distance thresholds in road avoidance

With continuous, distance-based variables (such as minimum distance to a road), one assumes there is no threshold distance at which animals stop responding to a given feature. We tested that assumption by comparing unconstrained models (where road distance was a continuous function to the maximum distance possible) to models where road distance values were continuous up to a maximum specified distance. Indeed, we found that the assessment of road avoidance was best described using

truncated variables. This is because the negative response of caribou to disturbance was stronger near roads, and became relatively constant beyond a given distance [which, as expected, was farther away from active roads (1.25 km) than from derelict roads (0.75 km)]. This does not mean that all caribou >1.25 km away from roads were not disturbed by the presence of roads. The reason for some of them to be far away could justly be a very high sensitivity to disturbance by roads. However, our comparison of many truncated distance-based variables in competitive models helped to capture the most recurrent pattern of avoidance by caribou. It is noteworthy that the threshold distances that we measured (0.75–1.25 km) are smaller than most reported values for *Rangifer* (<4 km; Nellemann *et al.*, 2003). Although the differences between study areas, caribou subspecies, and methodologies used by researchers partly explain this discrepancy, we feel that the smaller distance thresholds we measured in Charlevoix may also be due to the high intensity of the disturbance in our study area. Road density was high in our study area (1.66 km/km²) and the maximum distances between random locations and active or derelict roads were 9.2 and 5.5 km, respectively. Caribou may not have been able to avoid roads to the extent they may choose to, and thus we may be understating the strength of avoidance of these features by caribou.

Habitat selection in a fragmented landscape

We showed that the spatial extent of analysis providing the best model of resource selection by caribou varied seasonally, which can be explained by temporal changes in the availability and spatial aggregation of resources, and by the physical needs of caribou. During winter, 4-km spatial extents containing open lichen woodlands were strongly selected by caribou. During this period, the diet of caribou largely relies upon terrestrial lichens found in open, coniferous woodlands (Rettie, Sheard and

Messier, 1997). Contrary to our expectations, disturbed and deciduous stands were not always avoided at the local or landscape scale. During spring, for example, caribou selected areas that had been disturbed <20 years ago, and landscapes (1-km spatial extent) largely comprised of areas disturbed 6–20 years ago. Although often rich in food resources (spring–summer), deciduous stands, regenerating stands, and especially recent clearcuts tend to favour moose (*Alces alces*, Rempel *et al.*, 1997; Courtois, Ouellet and Gagné, 1998), which in turn may promote higher wolf (*Canis lupus*) abundances or concentrations to the detriment of caribou (Seip, 1992; McLoughlin, Dunford and Boutin, 2005). In fact, wolves in the study area showed a strong selection for mixed and deciduous stands throughout the year (Houle *et al.*, 2010). The Charlevoix caribou used these stands extensively, unlike other known populations of forest-dwelling caribou (Hins *et al.*, 2009). By selecting food-rich open areas like young clearcuts, caribou may detect predators from afar and flee before they attack, a strategy observed in other ungulate species (Kie, 1999). Landscapes with high proportions of recent cutblocks may also be less attractive to moose than landscapes offering older, regenerating cutblocks (Courtois, Ouellet and Gagné, 1998). Hence, the probability of encounter with wolves might also be lower for caribou in these young disturbed stands (Houle *et al.*, 2010). This idea is strengthened by the fact that, contrary to our expectations, Charlevoix caribou did not significantly select for mature conifer stands at the landscape scale. However, this behaviour might be maladaptive, as individuals may stay in landscapes where they had success in the past despite recent changes to their habitat (Faille *et al.*, 2010). The selection of disturbed, regenerating, and deciduous stands by caribou that we observed during some seasons may simply reflect the lack of suitable alternatives.

Caribou in Charlevoix were generally consistent in their selection of areas away from roads, a behaviour reported throughout the species range (Dyer *et al.*, 2002; Vistnes and Nellemann, 2008; Courbin *et al.*, 2009). However, we observed that local

avoidance of areas adjacent to roads did not adequately represent the cumulative effects of road features on caribou distribution. Caribou also selectively occupied areas within the landscape where the overall density of roads was relatively low. This multi-scale avoidance of roads demonstrates the importance of human disturbances as a factor limiting access to available areas for forest-dwelling caribou. More specifically, a single road reduces habitat quality for caribou while an accumulation of roads in the area may equate to outright functional habitat loss. Caribou movements may have been disrupted by disturbances associated with paved and forestry roads even when traffic densities were very low (*i.e.*, derelict roads). This observation may serve, perhaps, as an index to overall habitat degradation or being related to increased rates of interaction with other species like wolves. Wolves may use secondary roads to facilitate territory patrolling and hunting (Whittington, St-Clair and Mercer, 2005; Houle *et al.*, 2010). Thus, proximity to derelict roads may increase the risk of encountering a predator, on top of human users like hunters and recreotourists, leading to an increase in stress (Frid and Dill, 2002) and a potential decrease in fitness.

1.7 Conclusion

Being at the southern border of their North American range, Charlevoix caribou are subject to a high level of anthropogenic habitat modification and disturbance, which may put the population at risk of local extinction. Current guidelines for conservation of forest-dwelling caribou have generally been based on winter habitat preferences determined at a single scale (Courtois *et al.*, 2004; Fortin *et al.*, 2008). However, our study showed that both local and landscape-level covariates needed to be added simultaneously in multi-scale seasonal models of resource selection. We showed that modeling habitat characteristics over various spatial extents (or various buffers *sensu* Thornton, Branch and Sunquist, 2011) in a RSF was an appropriate way of capturing the hierarchical decision-making process of habitat selection by animals, filling a gap in current landscape ecology research on animal distribution in fragmented environments (Thornton, Branch and Sunquist, 2011). Our approach had the advantages of being based on a well-documented and widely used framework (RSF), applied to a highly informative data set (GPS database) collected on a threatened species, and estimated using multiple spatial scales simultaneously. Our multi-scale RSF approach could readily be generalized for use with other organisms or ecosystems.

1.8 Acknowledgments

We would like to thank L. Breton, P. Dubois, J.-G. Frenette, S. Lefort, R. McNicol and S. St-Onge for capture of caribou and recovery of the GPS data. Funding for this study was provided by the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, the Ministère des Transports du Québec, the Fondation de la Faune du Québec, and the World Wildlife Fund. M. Leblond received a graduate scholarship from the Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies.

1.9 References

- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens and J. S. S. White. 2009. «Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 24, no 3, p. 127-135.
- Boscolo, D. and J. P. Metzger. 2009. «Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales?». *Landscape Ecology*, vol. 24, no 7, p. 907-918.
- Boyce, M. S., J. S. Mao, E. H. Merrill, D. Fortin, M. G. Turner, J. Fryxell and P. Turchin. 2003. «Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park». *Ecoscience*, vol. 10, no 4, p. 421-431.
- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen and F. K. A. Schmiegelow. 2002. «Evaluating resource selection functions». *Ecological Modelling*, vol. 157, no 2-3, p. 281-300.
- Cabeza, M., M. B. Araujo, R. J. Wilson, C. D. Thomas, M. J. R. Cowley and A. Moilanen. 2004. «Combining probabilities of occurrence with spatial reserve design». *Journal of Applied Ecology*, vol. 41, no 2, p. 252-262.

Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault and R. Courtois. 2009. «Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence». *Landscape Ecology*, vol. 24, no 10, p. 1375-1388.

Courtois, R. 2003. «La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu». Ph.D. Thesis, Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 350 p.

Courtois, R., J.-P. Ouellet and B. Gagné. 1998. «Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter». *Alces*, vol. 34, no 1, p. 201-211.

Courtois, R., J.-P. Ouellet, C. Dussault and A. Gingras. 2004. «Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Quebec». *Forestry Chronicle*, vol. 80, no 5, p. 598-607.

Cushman, S. A. and K. McGarigal. 2004. «Patterns in the species-environment relationship depend on both scale and choice of response variables». *Oikos*, vol. 105, no 1, p. 117-124.

Desautels, R., R. Després, F. Dufresne, S. Leblanc, L. Méthot, Y. Provencher, G. Rochette, B. Sénécal and C. Warren. 2009. «Voirie forestière». In *Manuel de foresterie*, 2nd Ed., Ordre des Ingénieurs forestiers du Québec (eds), p. 1187-1244. Québec: Éditions Multimondes.

Duchesne, M., S. D. Côté and C. Barrette. 2000. «Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada». *Biological Conservation*, vol. 96, no 3, p. 311-317.

Dussault, C., R. Courtois, J.-P. Ouellet and J. Huot. 2001. «Influence of satellite geometry and differential correction on GPS location accuracy». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 29, no 1, p. 171-179.

Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel and S. Boutin. 2001. «Avoidance of industrial development by woodland caribou». *Journal of Wildlife Management*, vol. 65, no 3, p. 531-542.

Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel and S. Boutin. 2002. «Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, no 5, p. 839-845.

Faille, G., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin, R. Courtois, M.-H. St-Laurent and C. Dussault. 2010. «Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration?». *Biological Conservation*, vol. 143, no 11, p. 2840-2850.

Fortin, D., J. M. Fryxell, L. O'Brodovich and D. Frandsen. 2003. «Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles». *Oecologia*, vol. 134, no 2, p. 219-227.

Fortin, D., R. Courtois, P. Etcheverry, C. Dussault and A. Gingras. 2008. «Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes». *Journal of Applied Ecology*, vol. 45, no 5, p. 1392-1400.

Frid, A. and L. Dill. 2002. «Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk». *Conservation Ecology*, vol. 6, no 1.

Gillies, C. S., M. Hebblewhite, S. E. Nielsen, M. A. Krawchuk, C. L. Aldridge, J. L. Frair, D. J. Saher, C. E. Stevens and C. L. Jerde. 2006. «Application of random effects to the study of resource selection by animals». *Journal of Animal Ecology*, vol. 75, no 4, p. 887-898.

Graf, R. F., K. Bollmann, W. Suter and H. Bugmann. 2005. «The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps». *Landscape Ecology*, vol. 20, no 6, p. 703-717.

Grand, J., J. Buonaccorsi, S. A. Cushman, C. R. Griffin and M. C. Neel. 2004. «A multiscale landscape approach to predicting bird and moth rarity hotspots in a threatened pitch pine-scrub oak community». *Conservation Biology*, vol. 18, no 4, p. 1063-1077.

Hins, C., J.-P. Ouellet, C. Dussault and M.-H. St-Laurent. 2009. «Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect». *Forest Ecology and Management*, vol. 257, no 2, p. 636-643.

Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois and J.-P. Ouellet. 2010. «Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest». *Landscape Ecology*, vol. 25, no 3, p. 419-433.

James, A. R. C. and A. K. Stuart-Smith. 2000. «Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors». *Journal of Wildlife Management*, vol. 64, no 1, p. 154-159.

James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert and A. B. Rippin. 2004. «Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves». *Journal of Wildlife Management*, vol. 68, no 4, p. 799-809.

Johnson, C. J. and M. P. Gillingham. 2005. «An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning». *Environmental Conservation*, vol. 32, no 2, p. 117-128.

Johnson, C. J., K. L. Parker, D. C. Heard and M. P. Gillingham. 2002. «A multiscale behavioral approach to understanding the movements of woodland caribou». *Ecological Applications*, vol. 12, no 6, p. 1840-1860.

Johnson, C. J., K. L. Parker and D. C. Heard. 2001. «Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales». *Oecologia*, vol. 127, no 4, p. 590-602.

Johnson, C. J., M. S. Boyce, R. Mulders, A. Gunn, R. J. Gau, H. D. Cluff and R. L. Case. 2004. «Quantifying patch distribution at multiple spatial scales: applications to wildlife-habitat models». *Landscape Ecology*, vol. 19, no 8, p. 869-882.

Johnson, C. J., S. E. Nielsen, E. H. Merrill, T. L. McDonald and M. S. Boyce. 2006. «Resource selection functions based on use-availability data: theoretical motivation and evaluation methods». *Journal of Wildlife Management*, vol. 70, no 2, p. 347-357.

Kie, J. G. 1999. «Optimal foraging and risk of predation: effects on behavior and social structure in ungulates». *Journal of Mammalogy*, vol. 80, no 4, p. 1114-1129.

Levin, S. A. 1992. «The problem of pattern and scale in ecology». *Ecology*, vol. 73, no 6, p. 1943-1967.

Li, H. and J. Wu. 2007. «Landscape pattern analysis: key issues and challenges». In *Key topics in landscape ecology*, Wu, J. and R. J. Hobbs (eds), p. 39-61. Cambridge: Cambridge University Press.

Li, X. H., D. M. Li, Z. J. Ma and D. C. Schneider. 2006. «Nest site use by crested ibis: dependence of a multifactor model on spatial scale». *Landscape Ecology*, vol. 21, no 8, p. 1207-1216.

Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald and W. P. Erickson. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*, 2nd Ed., Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 221 p.

Manning, A. D., D. B. Lindenmayer, S. C. Barry and H. A. Nix. 2006. «Multi-scale site and landscape effects on the vulnerable superb parrot of south-eastern Australia during the breeding season». *Landscape Ecology*, vol. 21, no 7, p. 1119-1133.

McLoughlin, P. D., J. S. Dunford and S. Boutin. 2005. «Relating predation mortality to broad-scale habitat selection». *Journal of Animal Ecology*, vol. 74, no 4, p. 701-707.

Meyer, C. B. and W. Thuiller. 2006. «Accuracy of resource selection functions across spatial scales». *Diversity and Distributions*, vol. 12, no 3, p. 288-297.

Millspaugh, J. J., J. R. Skalski, B. J. Kernohan, K. J. Raedeke, G. C. Brundige and A. B. Cooper. 1998. «Some comments on spatial independence in studies of resource selection». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 26, no 2, p. 232-236.

Nellemann, C., I. Vistnes, P. Jordhoy, O. Strand and A. Newton. 2003. «Progressive impact of piecemeal infrastructure development on wild reindeer». *Biological Conservation*, vol. 113, no 2, p. 307-317.

Nielsen, S. E., G. B. Stenhouse and M. S. Boyce. 2006. «A habitat-based framework for grizzly bear conservation in Alberta». *Biological Conservation*, vol. 130, no 2, p. 217-229.

Potvin, F. and L. Breton. 1988. «Use of a net gun for capturing white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, on Anticosti Island, Québec». *Canadian Field-Naturalist*, vol. 102, no 4, p. 697-700.

Rempel, R. S., P. C. Elkie, A. R. Rodgers and M. J. Gluck. 1997. «Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation». *Journal of Wildlife Management*, vol. 61, no 2, p. 517-524.

Rettie, W. J. and F. Messier. 2000. «Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors». *Ecography*, vol. 23, no 4, p. 466-478.

Rettie, W. J., J. W. Sheard and F. Messier. 1997. «Identification and description of forested vegetation communities available to woodland caribou: relating wildlife habitat to forest cover data». *Forest Ecology and Management*, vol. 93, no 3, p. 245-260.

Schadt, S., E. Revilla, T. Wiegand, F. Knauer, P. Kaczensky, U. Breitenmoser, L. Bufka, J. Cervený, P. Koubek, T. Huber, C. Stanisa and L. Trepl. 2002. «Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx». *Journal of Applied Ecology*, vol. 39, no 2, p. 189-203.

Seip, D. R. 1992. «Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in Southeastern British-Columbia». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 70, no 8, p. 1494-1503.

Senft, R. L., M. B. Coughenour, D. W. Bailey, L. R. Rittenhouse, O. E. Sala and D. M. Swift. 1987. «Large herbivore foraging and ecological hierarchies». *Bioscience*, vol. 37, no 11, p. 789-799.

Thompson, C. M. and K. McGarigal. 2002. «The influence of research scale on bald eagle habitat selection along the lower Hudson River, New York (USA)». *Landscape Ecology*, vol. 17, no 6, p. 569-586.

Thornton, D. H., L. C. Branch and M. E. Sunquist. 2011. «The influence of landscape, patch, and within-patch factors on species presence and abundance: a review of focal patch studies». *Landscape Ecology*, vol. 26, no 1, p. 7-18.

Vistnes, I. and C. Nellemann. 2008. «The matter of spatial and temporal scales: a review of reindeer and caribou response to human activity». *Polar Biology*, vol. 31, no 4, p. 399-407.

Wheatley, M. and C. Johnson. 2009. «Factors limiting our understanding of ecological scale». *Ecological Complexity*, vol. 6, no 2, p. 150-159.

Whittington, J., C. C. St-Clair and G. Mercer. 2005. «Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys». *Ecological Applications*, vol. 15, no 2, p. 543-553.

Wiens, J. A. 1989. «Spatial scaling in ecology». *Functional Ecology*, vol. 3, no 4, p. 385-397.

Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya and C. D. Apps. 2007. «Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population». *Journal of Animal Ecology*, vol. 76, no 3, p. 568-579.

Wu, J. 2004. «Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations». *Landscape Ecology*, vol. 19, no 2, p. 125-138.

Wu, J. 2007. «Scale and scaling: a cross-disciplinary perspective». In *Key topics in landscape ecology*, Wu, J. and R. J. Hobbs (eds), p. 115-142. Cambridge: Cambridge University Press.

Wu, J. and O. L. Loucks. 1995. «From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology». *Quarterly Review of Biology*, vol. 70, no 4, p. 439-466.

CHAPITRE II

AVOIDANCE OF ROADS BY LARGE HERBIVORES AND ITS RELATION TO DISTURBANCE INTENSITY

Mathieu Leblond, Christian Dussault et Jean-Pierre Ouellet.

Paru en 2013 dans *Journal of Zoology*, vol. 289, p. 32-40.

2.1 Sommaire

L'évitement des routes est un comportement qui a été démontré chez plusieurs espèces animales, mais on ne sait pas s'il existe une relation entre le niveau de dérangement provoqué par une perturbation anthropique et le degré d'évitement observé chez ces animaux. Nous avons émis l'hypothèse que la force de l'évitement démontré par un animal envers une route augmente avec l'intensité du dérangement associé à cette route. Nous avons évalué cette hypothèse chez un herbivore de grande taille reconnu comme étant sensible au dérangement anthropique: le caribou forestier *Rangifer tarandus caribou*. Nous avons évalué les réactions comportementales de 53 caribous forestiers équipés de colliers GPS dans la région de Charlevoix, Québec, durant une période de 7 ans (2004–2010). Ce suivi s'est déroulé durant la modification progressive d'une autoroute, qui est passée de 2 à 4 voies séparées par un terre-plein central. Nous avons étudié les déplacements, la sélection des ressources ainsi que la distribution des caribous forestiers avant, pendant et après l'élargissement de l'autoroute, en considérant plusieurs échelles et en contrôlant pour certains facteurs confondants. Nous avons prédit que le degré d'évitement serait relié positivement à la largeur de la route, à l'activité aux chantiers de construction et à la densité de trafic.

Le nombre d'individus qui excluaient l'autoroute de leur domaine vital a augmenté avec les années, à mesure que les travaux de réfection progressaient. Une plus faible proportion de localisations de caribous forestiers se retrouvait dans une zone de 5000 m de part et d'autre de la route pendant et après les travaux, par rapport à avant. À l'intérieur de cette zone, les caribous forestiers évitaient toutes les classes de végétation qu'ils avaient sélectionnées à l'échelle du domaine vital. Le taux de déplacement des caribous forestiers était plus élevé à proximité de l'autoroute, particulièrement lorsque la densité de trafic était élevée. Nos résultats supportent l'hypothèse que l'évitement des routes démontré par les grands herbivores est positivement relié à l'intensité du dérangement. Cette étude permet de mettre en lumière le mécanisme décrivant l'évitement des infrastructures anthropiques par les grands herbivores, et suggère que l'augmentation des activités humaines pourrait affecter le comportement animal à de multiples échelles. Les efforts de conservation qui seront déployés dans des régions où des routes sont contruites ou modifiées devront permettre aux animaux d'accéder aux ressources critiques, tout en restaurant l'habitat disponible.

2.2 Abstract

Avoidance of roads has been demonstrated for many animal species, but little is known about the relationship between anthropogenic disturbance levels and the degree of avoidance by animals. We investigated the hypothesis that the strength of road-avoidance behaviour increases with the intensity of the disturbance for a large, disturbance-sensitive herbivore: the forest-dwelling caribou *Rangifer tarandus caribou*. We assessed the behaviour of 53 global positioning system-collared caribou monitored during the gradual modification of a highway over a 7-year period, while controlling for potentially confounding factors. We studied caribou movements, resource selection and distribution before, during and after road modifications at multiple scales. We expected that the degree of avoidance would be positively related to road width, traffic density and the presence of active construction sites. The number of individuals that excluded the highway from their home range increased with years, as highway modifications progressed. A lower proportion of caribou locations was found in a 5000 m road-effect zone during and after highway modifications compared with before. Within that zone, caribou avoided habitat types that were selected at the home range scale. Caribou displayed higher movement rates in the vicinity of the highway, especially when traffic density was high. Our data support the hypothesis that avoidance of roads by large herbivores is positively related to disturbance intensity. Our results shed light on the behavioural mechanisms determining avoidance of human infrastructure by large herbivores, and suggest that increased human activity may affect behaviour at multiple scales. Conservation efforts in areas where roads are constructed or modified should be directed towards maintaining access to critical habitat resources, while also restoring habitat quantity and quality.

2.3 Introduction

Many human infrastructures influence the survival (Gibbs and Shriver, 2002), reproduction (Gerlach and Musolf, 2000), dispersal (Shepard *et al.*, 2008), predator–prey interactions (Rogala *et al.*, 2011) and behaviour (May *et al.*, 2006) of animals. The North American road network, for example, covers more than 8 million km, and its development shows no sign of slowing (Forman *et al.*, 2002). Each year, roads are improved worldwide to allow for greater traffic densities, and new roads are created in previously pristine wildlife habitats. Roads may be complete barriers to small animals (Shepard *et al.*, 2008), and certain road widths (Smith-Patten and Patten, 2008) or traffic densities (Gagnon *et al.*, 2007) may partially disrupt movements for larger species. Large animals are more likely to be negatively affected by roads, because their vagility and use of large home ranges increase their probability of interacting with roads (Gibbs and Shriver, 2002). Long-lived species with low reproductive rates are also the most vulnerable to road effects (Rytwinski and Fahrig, 2011), because their populations are less able to recover from high mortality rates caused by roads, both directly (*e.g.*, road collisions) and indirectly (*e.g.*, increased predation risk).

Many studies have highlighted negative impacts of human infrastructure on the behaviour of large herbivores. Caribou *Rangifer tarandus* consistently avoid paved and forestry roads (Leblond *et al.*, 2011), seismic lines (Dyer *et al.*, 2001) and tourist resorts (Vistnes and Nellemann, 2008) by several kilometres. Mountain goats *Oreamnos americanus* were unable to cross a highway in Montana at high traffic densities, and showed behaviours indicative of fear (*e.g.*, running, erected tail and hair) even in the absence of vehicles (Singer, 1978). Moose *Alces alces* in Québec had higher movement rates in the vicinity of a highway, up to 3 h before and after

crossing (Dussault *et al.*, 2007). The level of disturbance associated with human infrastructure, however, is difficult to assess and their frequent association with other features (*e.g.*, buildings are found near access roads) may confound our ability to disentangle their individual impacts on animal behaviour. Although the avoidance of human infrastructure by large herbivores has been demonstrated in many systems, we know little about the relationship between disturbance levels associated with these infrastructures and their relative degree of avoidance by animals. Such knowledge would be of paramount importance to implement suitable mitigation and conservation measures of human activities for large herbivore populations.

We investigated the hypothesis that the strength of road-avoidance behaviour by animals increases with disturbance intensity associated with the road. We studied a species that repeatedly demonstrates strong reactions to anthropogenic disturbances, the forest-dwelling caribou *R. t. caribou*. Throughout its range, forest-dwelling caribou are subject to several sources of disturbance, of which roads have among the strongest adverse impacts on their distribution and behaviour (Dyer *et al.*, 2002; Leblond *et al.*, 2011). Caribou may avoid the road surface, but also a road-effect zone (*sensu* Forman *et al.*, 2002) of at least 1250 m around paved roads (Leblond *et al.*, 2011), possibly because of avoidance of traffic noises (Jaeger *et al.*, 2005). Near roads, caribou reduce their food acquisition and increase their energy expenditure, and they tend to have higher movement rates and increased vigilance (Murphy and Curatolo, 1987). Although caribou react strongly to humans and human infrastructure, they were also found to be sensitive to low-disturbance human footprints in the landscape, such as abandoned seismic lines in Alberta (Dyer *et al.*, 2001).

To relate the strength of avoidance of caribou to various levels of a disturbance, we studied a long span of spatio-temporally changing highway, therefore controlling for potentially confounding factors such as the surrounding habitat. Highway 175 in Québec, Canada, has undergone significant changes between 2006 and 2010, changing from a two-lane to a four-lane highway, more than three times wider than before. This highway intersects the Charlevoix caribou range, a threatened forest-dwelling caribou population of less than 85 individuals. We used a long-term telemetry programme performed throughout the gradual modification of the highway to assess caribou behaviour before, during and after highway modifications. We thus considered the highway as a dynamic disturbance of varying intensity. We used highway width, human activity on construction sites and traffic density as surrogates of disturbance intensity, expecting that a larger highway, higher traffic densities and the presence of active construction sites (with workers, large trucks and blasting) would result in stronger avoidance (or a wider road-effect zone) by caribou.

We predicted that the highway would have specific effects on caribou behaviour; caribou would cross the highway less than expected when compared with random movements across the landscape (Dyer *et al.*, 2002), and caribou would travel through the road-effect zone at a higher movement rate (Dussault *et al.*, 2007) because they would perceive this area as a risky environment (Frid and Dill, 2002). We also predicted that as the intensity of highway disturbance increased, the number of caribou crossings would decrease, and that the width of the road-effect zone for caribou would increase in the vicinity of active construction sites (Mahoney and Schaefer, 2002), after the enlargement of the highway, and when traffic densities were high (Gagnon *et al.*, 2007).

2.4 Materials and methods

Study area

Our study area (approximately 7250 km²) was located north of Québec City in the Laurentides Wildlife Reserve (between 47°10' and 48°00' N, and 70°30' and 71°50' W), Québec, Canada (Figure 2.1). It received a heavy annual snowfall (average >350 cm) and was characterized by a mixture of coniferous and mixed forest stands, typical of the boreal region. Balsam fir *Abies balsamea* and black spruce *Picea mariana* dominated at higher altitudes, whereas valleys and low-lying sectors were covered with mixed and deciduous stands. The study area was approximately 56% forested, and 37% was covered by disturbed habitats, mostly clearcuts of different ages and roads.

Sampling design

The study area was intersected by Highway 175, of which 95.5 km crossed the caribou range. Modifications of the highway began as early as May 2006 and as late as June 2009, and lasted between 100 and 900 days (depending on local terrain conditions, Table 2.1). Within this period, the highway was widened from approximately 25 to 90 m. Construction sites within the caribou range averaged 7 km in length. There was activity on construction sites during both day and night, and throughout most of the year, with short stops during holidays or because of adverse weather conditions. All highway modifications were completed by the end of 2010. Hence, within a given year, caribou could interact with the highway before, during, and/or after its modification.

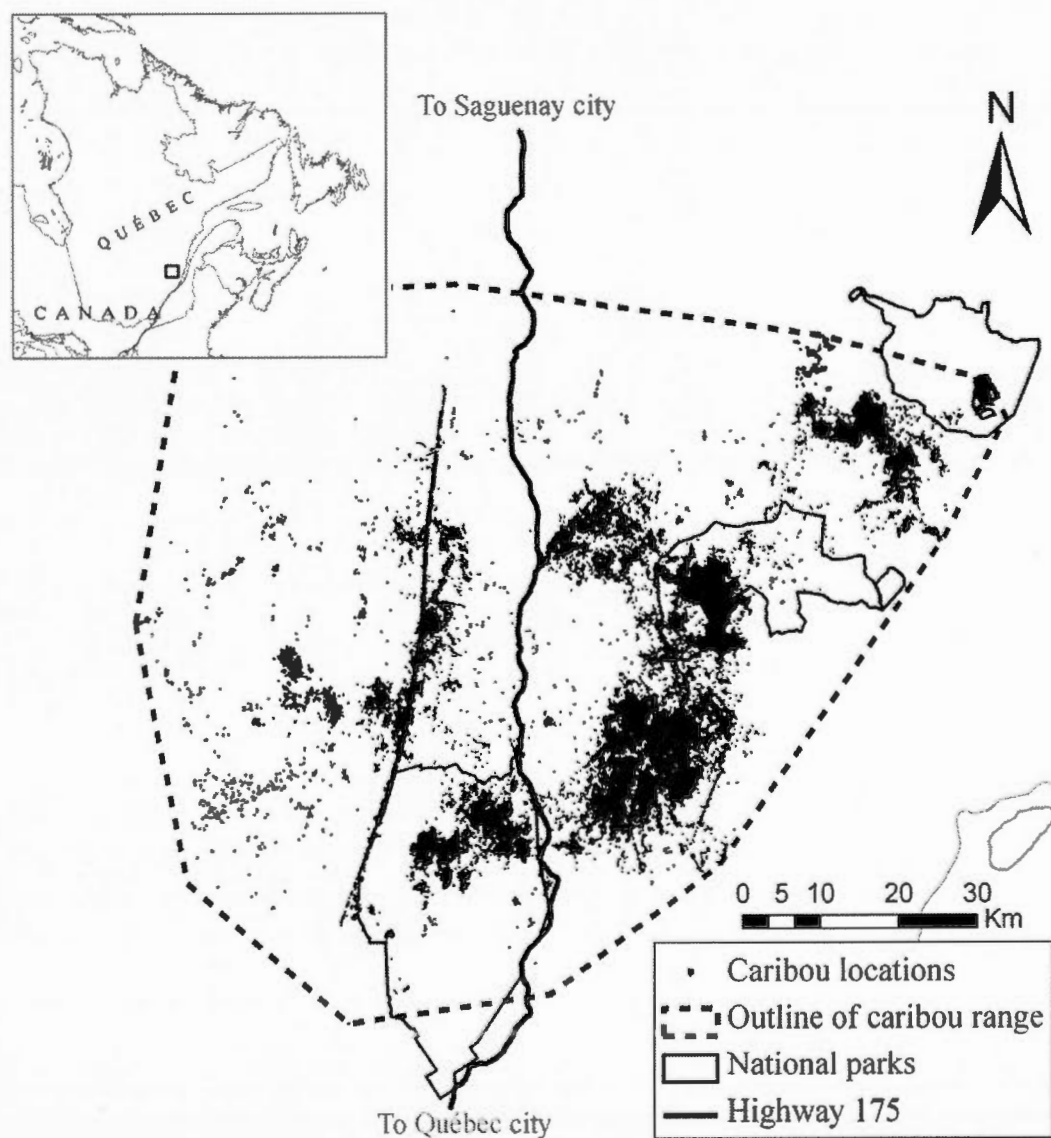


Figure 2.1. Map of the study area showing Highway 175 crossing the forest-dwelling caribou range in the Charlevoix region, Québec, Canada. Québec National park boundaries and caribou locations ($n = 364\ 100$) obtained with the global positioning system telemetry programme between 2004 and 2010 are shown.

Table 2.1. Length of Highway 175 segments crossing the forest-dwelling caribou range in the Charlevoix region, Québec, Canada, by highway status and year. Highway modifications began in 2006

Year	Highway status length (km)		
	Before highway modifications	During highway modifications	After highway modifications
2004	95.5	0.0	0.0
2005	95.5	0.0	0.0
2006	80.4	15.1	0.0
2007	80.4	15.1	0.0
2008	23.2	61.7	10.6
2009	0.0	80.4	15.1
2010	0.0	36.6	58.9

Caribou capture and telemetry

Between April 2004 and March 2010, we captured 53 adult caribou (37 F and 16 M) by net-gunning from a helicopter, and fitted them with global positioning system telemetry collars (models TGW 3600 and 4600, Telonics Inc., Mesa, AZ, USA) programmed to collect locations every 3 or 7 h depending upon the collar model. Capture and handling procedures were approved by Animal Welfare Committees (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec and Université du Québec à Rimouski). We recaptured caribou at 1- or 2-year intervals to download location data and replace battery packs. Collars were equipped with a timer release mechanism and were programmed to drop at the end of the study.

Spatio-temporal data

We used digital forest maps (minimum mapping unit size = 4 ha for forest stands, 2 ha for non-forested areas) to determine land-cover types using ArcGIS 9.3 (ESRI Inc., Redlands, CA, USA). These vector maps were derived from aerial photographs taken in 1998 at the scale of 1:20 000. We updated maps each year to include new clearcuts, and combined available habitat types into 10 vegetation classes, including old mature conifer-dominated forests (conifer and mixed stands ≥ 90 years old; availability = 11.5% of the landscape), young mature conifer-dominated forests (conifer and mixed stands 50–90 years old; 31.0%), mature deciduous forests (> 50 years old; 2.8%), recent clearcuts or natural disturbances (≤ 5 years old; 10.7%), old clearcuts or natural disturbances (6–20 years old; 10.5%), regenerating stands (generally 20–30 years after disturbance; 25.6%), open lichen woodlands (1.0%), wetlands (2.3%), powerlines (0.4%), and others (*e.g.*, lakes; 4.2%). We used a digital elevation model with a 50-m resolution to measure local elevation and slope. We updated the map of the highway fortnightly to account for the spatio-temporal evolution of highway modifications and assigned a status to each 1-km road segment, that is either before, during or after road modifications.

We developed a mean hourly traffic index based on summary reports provided by the Ministère des Transports du Québec, which collected data using an electromagnetic traffic counter placed on the highway near the centre of our study area. We used a composite index based on the mean hourly traffic for the whole year, i (*i.e.*, 24 different values of \bar{x}_{hour} , 1 for each hour), which we modified to consider relative variations in traffic density between months, j (12 different average values), and weekdays, k (7 different average values). We calculated the index using the equation:

$$\text{Traffic density} = \bar{x}_{hour_i} \times \frac{x_{month_j}}{\bar{x}_{month}} \times \frac{x_{weekday_k}}{\bar{x}_{weekday}}$$

The resulting index, varying between 18 and 786 vehicles per hour, was assigned to every caribou location based on date and time. Because our index was collected on a single highway, it was independent of road width. This allowed us to overcome a bias often found in other disturbance studies comparing roads of different traffic densities (*i.e.*, large roads are likely to have high traffic and vice versa).

Data analysis

Impacts of the highway on caribou behaviour

To determine if caribou crossed the highway less frequently than expected by chance, we simulated 1000 random highways by translating and rotating the actual highway in our study area to a new location within the caribou range (highway sections that fell outside of the range were deleted). *A posteriori* analyses revealed that the environment next to the real highway was not different from the environment around random roads. We counted the number of crossings of the random highway made by caribou along their movement paths, and performed one-sample *t*-tests comparing the mean annual number of random highway crossings per km to the observed annual number of crossings per km. To determine if caribou increased their movement rate in the vicinity of the highway, we compared the movement rate (m/h) of caribou while crossing the highway (T0) to their movement rate a few hours before (five time-steps preceding T0, T-1 to T-5) and after (five time-steps following T0, T+1 to T+5) crossing (Dussault *et al.*, 2007). We also created a time variable increasing from

1 to 11 for each time-step, to take the non-independence of time series into consideration. We used a mixed effects linear regression model with movement rate as the dependent variable, time-step as the fixed effect independent variable, and crossing event ($n = 93$), individual ($n = 12$), time, and time² (*i.e.*, based on our prediction that movement rate would increase near the highway) as random factors. We computed the least squares means of fixed effects and we performed multiple *post hoc* comparisons between the different time-steps using the Tukey's adjustment.

Impacts of increasing highway disturbance intensity on caribou behaviour

To determine if caribou avoided the highway, we assessed habitat selection by caribou at different spatial scales (*i.e.*, landscape, home range and road vicinity). Our first step was to assess if caribou changed the location of their home range in the landscape according to the intensity of disturbance. To do so, we assessed the correlation between year (used as an approximation of increasing highway disturbance intensity) and highway density (km/km^2) in annual home ranges (determined using the 100% minimum convex polygon) of individuals that included the highway at least 1 year. Similarly, we performed a Spearman correlation between the number of crossings per km per individual of the highway and year to determine whether the number of caribou crossings decreased as highway modifications progressed.

To determine if caribou avoided the highway within their home range, we measured the minimal distance between each caribou location and the highway. We included this distance, along with 10 vegetation classes, elevation and slope, in a mixed-effect

resource selection function (RSF) model (Manly *et al.*, 2002). RSFs contrasted habitat features at observed locations with those found at a similar number of random locations drawn within the annual home range of caribou. We performed collinearity diagnostics and found that collinearity was low in our dataset (variance inflation values < 2). We set individual (year) as a random intercept to account for differences in sample size among caribou and for variation in selection among years. We included a second-order polynomial term for elevation, which was also centred on the mean to improve model fit. We used the predominant vegetation class, young mature conifer forests, as the reference category. We employed k -fold cross-validation to evaluate the robustness of our RSF (Boyce *et al.*, 2002), and reported the average \bar{r}_s resulting from 10 iterations. We included vegetation classes and topography as covariates because previous studies have outlined their importance to forest-dwelling caribou (see Leblond *et al.*, 2011 for more details).

Although we predicted that the reaction of caribou would gradually increase with the intensity of highway disturbance, we also expected that this gradual response would be more easily observed within a given distance from the highway, likely determined by the perception range of caribou (Olden *et al.*, 2004). Consequently, we assessed the impacts of disturbance level on caribou behaviour by constraining our analyses to a small fraction of caribou home ranges located in the vicinity of the highway. To do so, we used different road-buffer zones potentially representative of the perception range of caribou: 1250, 2500 and 5000 m. We explored larger road-buffer zones during preliminary analyses and obtained similar results with widths > 5000 m and the global analysis using all caribou locations. By narrowing some of our analyses to the area close to the highway (our finest scale of analysis), we focused on the behaviour of individuals that did not exclude the highway from their home range. To determine if avoidance by caribou was higher near active construction sites and the larger

highway compared with the unmodified highway, we evaluated RSF models of the same form as the global model using only the locations (observed and random) within the 1250-, 2500- or 5000-m road-buffer zones, and included interaction terms between minimum distance to the highway and highway status (before, during or after road modifications). In this analysis, we could not consider individual and year as random effects because of small sample sizes.

Although our RSF assessed the relative probability of caribou occurrence in relation to the highway, we wanted to evaluate the impact of disturbance intensity on the proportion of caribou locations within different road-buffer zones. We performed log-linear regressions to determine if the proportion of caribou locations within the 1250-, 2500- and 5000-m road-buffer zones was influenced by traffic density (with low and high values set below or above the median of 186 vehicles per hour, respectively) or highway status (before, during or after highway modifications). We also performed a linear regression with movement rate as the dependent variable, traffic density as the independent variable and individual caribou ($n = 12$ caribou that crossed the highway ≥ 1 time) as a random factor, to assess if the movement rate was influenced by increased traffic density. We performed all statistical analyses using SAS 9.2 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

2.5 Results

Impacts of the highway on caribou behaviour

Only 12 (8 F and 4 M) of the 53 (23%) caribou crossed the highway at least once between 2004 and 2010, and only 93 of the 364 100 ($<0.03\%$) caribou locations were the end point of a movement step that crossed the highway. The annual rate of caribou crossings was much lower on the real highway than on random roads (Table 2.2). We observed a negative trend between the number of crossings per km per individual and year ($n = 7$ years; $r = -0.68$; $P = 0.09$).

The movement rate of caribou was higher during crossings of the highway (1011 m/h on average) than during time-steps just preceding or following crossing (≤ 683 m/h, Figure 2.2). The movement rate of caribou was also higher during the two time-steps preceding (T-1 and T-2, 7.5 h before crossing on average) and the time-step immediately following the crossing (T+1, 3.5 h after crossing on average) compared with movement rates recorded at every other preceding and succeeding time-steps.

Table 2.2. Annual number of crossings per km and crossings of Highway 175 by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, for each highway status. The observed number of crossings per km was compared to the number of crossings of 1000 simulated (random) highways using *t*-tests

Year	Number of crossings per km (and crossings) of the highway				Mean number of crossings per km of the 1000 random highways \pm standard deviation	<i>t</i> -value
	Before highway modifications	During highway modifications	After highway modifications	Total		
2004	0.14 (13)	— ^a	—	0.14 (13)	1.00 \pm 2.13	12.83**
2005	0.21 (20)	—	—	0.21 (20)	1.19 \pm 2.68	11.61**
2006	0.06 (5)	0.07 (1)	—	0.06 (6)	1.50 \pm 2.93	15.47**
2007	0.16 (13)	0.07 (1)	—	0.15 (14)	1.87 \pm 2.26	24.09**
2008	0.04 (1)	0.26 (16)	0.38 (4)	0.22 (21)	2.98 \pm 3.89	22.44**
2009	—	0.01 (1)	0.07 (1)	0.02 (2)	2.16 \pm 3.38	19.99**
2010	—	0	0.29 (17)	0.18 (17)	2.84 \pm 3.91	21.53**
Total	(52)	(19)	(22)	0.97 (93)	14.17 \pm 16.99	24.57**

^a Highway status unavailable.

** $P < 0.001$.

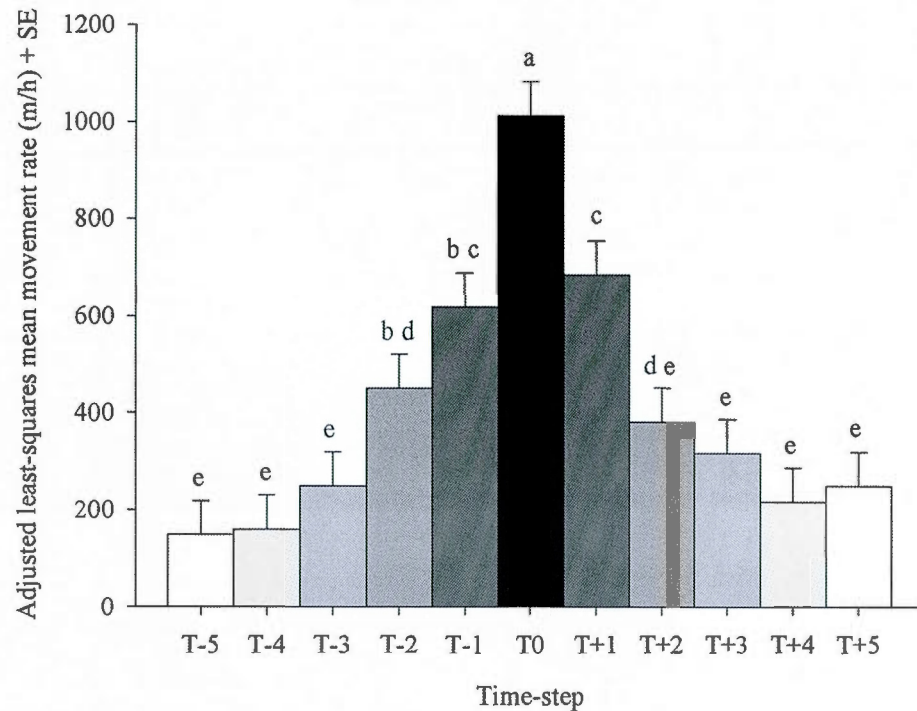


Figure 2.2. Adjusted least-squares mean movement rate [m/h + standard error (SE)] of forest-dwelling caribou during crossing of Highway 175 (T0), as well as five time-steps before (T-1 to T-5) and five time-steps after (T+1 to T+5), in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004 to 2010. Bars sharing the same letter did not differ significantly.

Impacts of increasing highway disturbance intensity on caribou behaviour

The correlation between highway density in caribou home ranges and year was negative ($r = -0.17$, $P = 0.03$). Eight out of nine individuals whose home range included the highway at least once during the study and that we monitored for ≥ 2 years changed the location of their home range to avoid the highway at a large scale during ($n = 3$) or after ($n = 5$) its modification.

The RSF model using all caribou locations (Table 2.3) revealed that caribou avoided the highway at the home-range scale. Only 1713 (0.47%), 6974 (1.92%), and 16 067 (4.41%) locations were within the 1250-, 2500- and 5000-m road-buffer zones, respectively, which was 1.3–2.3 times less than random locations. Results from the RSF models focusing on the road-buffer zones showed that caribou generally avoided the highway even when they were in its vicinity (Table 2.3). Within these zones, they avoided all vegetation classes except powerlines and wetlands within 5000 m.

Caribou crossed the highway at a significantly higher movement rate when traffic density was high [1.60 ± 0.77 (standard error), $P = 0.04$]. Moreover, a higher proportion of caribou locations were found within 1250 m of the highway when traffic density was high, compared with when it was low (Table 2.4). We did not find a similar trend within 2500 and 5000 m of the highway. Caribou also used road-buffer zones less during and after highway modifications compared with before (although not significantly within 2500 m, Table 2.4).

Table 2.3. Selection coefficients (β) and associated 95% CL of models of resource selection by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004 to 2010. Models were first ran using all caribou locations ($n = 364$ 100) and then using caribou locations within the road-buffer zones (1250, 2500, and 5000 m). Open lichen woodlands within 1250 and 2500 m, and deciduous stands within 1250 m were removed from the models because no caribou location was observed in these classes. Results of model validation (Spearman's correlation \bar{r}_S values) are provided

<i>Vegetation class^a</i>	Within 1250 m of the highway ($n = 1713$)			Within 2500 m of the highway ($n = 6974$)			Within 5000 m of the highway ($n = 16\ 067$)			All caribou locations ($n = 364\ 100$)		
	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL
Old mature conifer	-1.11	-1.37:-0.85	-1.15	-1.27:-1.03	-0.48	-0.55:-0.42	0.31	0.15:0.47				
Open lichen woodland					-1.04	-1.80:-0.28	1.90	1.68:2.12				
Wetland	-0.23	-0.57:0.12	-0.25	-0.49:-0.01	1.01	0.91:1.12	0.90	0.77:1.04				
Deciduous			-1.29	-1.62:-0.96	-0.77	-0.94:-0.59	0.43	-0.07:0.93				
Young disturbance (≤ 5 yr)	-0.56	-0.81:-0.31	-0.55	-0.69:-0.40	-0.16	-0.23:-0.08	1.37	1.18:1.56				
Old disturbance (6-20yr)	-1.28	-1.82:-0.74	-0.40	-0.59:-0.22	-0.41	-0.52:-0.30	0.34	0.17:0.51				
Regenerating (> 20 yr)	-2.38	-2.77:-1.99	-2.10	-2.28:-1.92	-1.90	-2.02:-1.78	-0.87	-1.04:-0.71				
Other	-3.27	-3.82:-2.72	-2.89	-3.34:-2.44	-0.80	-0.95:-0.65	-0.61	-0.76:-0.46				
Powerline	2.29	1.98:2.60	2.46	2.21:2.72	2.23	2.01:2.44	4.28	3.89:4.67				
<i>Topography</i>												
Elevation (km)	-5.86	-7.51:-4.20	-1.43	-2.57:-0.30	2.86	2.42:3.31	2.12	0.69:3.56				
Elevation ²	130.05	108.46:151.63	75.95	63.06:88.85	17.11	12.24:21.98	5.80	-0.61:12.22				
Slope (°)	-0.02	-0.04:-0.01	0.05	0.04:0.06	0.04	0.03:0.04	-0.03	-0.04:-0.02				

(continued)

(continued)

	Within 1250 m of the highway (<i>n</i> = 1713)		Within 2500 m of the highway (<i>n</i> = 6974)		Within 5000 m of the highway (<i>n</i> = 16 067)		All caribou locations (<i>n</i> = 364 100)	
	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL
<i>Distance to the highway</i>								
Minimum distance to the highway (km)	0.57	0.29:0.85	0.82	0.73:0.91	0.04	0.01:0.06	0.03	0.01:0.05
<i>Interaction between the minimum distance to the highway (km) and highway status^b</i>								
During highway modifications	-0.81	-1.35:-0.28	-0.14	-0.27:-0.01	0.05	0.01:0.09		
After highway modifications	-2.07	-2.59:-1.54	-2.95	-3.30:-2.60	-0.18	-0.24:-0.12		
<i>Random effect (individual (year))</i>								
					0.11	-0.08:0.31		
<i>Validation (Spearman \bar{r}_s)</i>								
	0.854		0.955		0.935		0.961	

^a Reference category = young mature conifer-dominated stands.^b Reference category = before highway modifications.

CL, confidence limits.

Table 2.4. Parameter estimates (β) and associated 95% CL of the log-linear regression analyses assessing the influence of the interaction between traffic density or highway status and distance to the highway on the proportion of caribou locations within 1250-, 2500-, and 5000-m road-buffer zones by forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004 to 2010. High and low traffic densities were set above and below the median value of 186 vehicles per hour of the traffic index, respectively

	Within 1250 m of the highway		Within 2500 m of the highway		Within 5000 m of the highway	
	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL
<i>Traffic density (reference category = low)</i>						
High	0.25	0.16:0.35	-0.03	-0.08:0.01	<-0.01	-0.04:0.03
<i>Highway status (reference category = before highway modifications)</i>						
During highway modifications	-0.78	-0.91:-0.66	0.02	-0.03:0.07	-0.05	-0.08:-0.01
After highway modifications	-0.17	-0.29:-0.05	-1.48	-1.59:-1.37	-1.45	-1.55:-1.41

CL, confidence limits.

2.6 Discussion

We investigated caribou reactions towards a single gradually modified highway, thereby controlling for potentially confounding factors, and our data support the hypothesis that avoidance of roads by large herbivores is positively related to disturbance intensity. The increased intensity of disturbance resulting from the wider highway, the presence of active construction sites, and higher traffic densities led to stronger behavioural reactions by caribou at several scales. The impacts of human activity on animal behaviour and distribution have been studied extensively in recent years (*e.g.*, Hebblewhite and Merrill, 2008; Rogala *et al.*, 2011). However, to our knowledge, we are the first to relate the strength of avoidance shown by a mammal species towards a human infrastructure with the level of disturbance associated with that infrastructure.

At a broad scale, the few individuals that used the highway before road modifications gradually modified their space use to exclude it from their home range as the modifications progressed. The low number of annual highway crossings by caribou showed a decreasing trend ($P = 0.09$, low sample size) during the course of the study. At a finer scale, we found a lower proportion of caribou locations in the road-buffer zones during and after highway modifications as compared with before, showing that increased road disturbance resulted in stronger avoidance behaviour by caribou. Within these road-buffer zones, caribou avoided the habitat types that they selected elsewhere in their home range. The proportion of caribou locations in road-buffer zones did not decrease with increasing traffic density, as reported for other ungulate populations (*e.g.*, Gagnon *et al.*, 2007), but rather translated into higher movement rates by caribou, which we also interpret as a reaction of caribou to increased

disturbance. Although we considered the relative impacts of road width, human activity on construction sites, and traffic density separately, we underscore that these effects may occur simultaneously and act synergistically to influence the behaviour of large herbivores living in human-modified landscapes, thereby degrading habitat quality and landscape connectivity.

Caribou were already found to avoid infrastructure usually associated with little to no human activity, such as forestry roads, seismic lines, dams and pipeline corridors (*e.g.*, Vistnes and Nellemann, 2008). Our results indicate that, even if caribou were reacting to increased disturbance levels, most individuals were using areas away from the highway before its modifications, suggesting that road disturbance had already shaped caribou distribution (May *et al.*, 2006). Individuals establishing their home range far from the highway likely showed the strongest road-avoidance. Therefore, the minimal disturbance intensity we measured (*i.e.*, the unmodified two-lane highway with lowest traffic density) likely exceeded the threshold initiating a behavioural reaction for most caribou. Animals face a conflicting trade-off when encountering a road: the strong incentive to access resources found on the other side of the road may be overcome by the perceived risks associated with vehicles and human activity. We found that 77% (41/53) of caribou did not cross the highway. It is likely that the individuals most sensitive to road disturbances were not willing to access resources potentially available on the opposite side of the highway (including suitable areas protected by national parks). This represents a potential loss of 52–61% of the caribou range, for individuals west or east of the highway, respectively.

Animals generally alleviate the effects of the factors most detrimental to their fitness by avoiding them at broad scales (Rettie and Messier, 2000). As such, the highway was a determining feature for caribou when establishing their home range in the

landscape (May *et al.*, 2006). For caribou, this may be a good strategy to increase survival: only three caribou–vehicle collisions occurred in our study area during our 7-year study. Our results suggest that the high disturbance levels found in the vicinity of the highway decreased habitat suitability up to at least 5000 m from it. As found with moose (Dussault *et al.*, 2007), caribou showed increased movement rates many hours before and after crossing, suggesting that a large disturbance zone around the road was perceived as risky, unsuitable habitat. This also suggests that, for most caribou, the perceived benefits of using resources up to 5 km away from the road were not strong enough to offset the perceived risks.

Despite the negative reactions we observed at the population level, some individuals may have benefited from living near the highway. For example, a few individuals may have selected sites to feed in the open terrain under powerlines adjacent to the highway, where abundant shrubs and herbaceous plants can be found. Proximity to the road may also result in lower predation risk for caribou (Muhly *et al.*, 2011). In the Greater Yellowstone Ecosystem (USA), Berger (2007) found that moose used the vicinity of roads to shelter from their traffic-averse predators. Given that individuals using the road-buffer zones reacted to increased disturbance, the perceived risks of living near roads for large herbivores could therefore surpass the former benefits following road enhancement projects or increased traffic levels.

Our study showed that the avoidance behaviour of a large, disturbance-sensitive herbivore is related to disturbance intensity. It may help to understand why sensitive species slowly disappear from fragmented, human-altered landscapes, adding to the global biodiversity decline. Conservation efforts in areas where roads are constructed or modified should be directed towards maintaining access to critical resources and restoring habitat quantity and quality. Although connectivity across the highway

could be increased by constructing wildlife crossing structures (Olsson, Widen and Larkin, 2008), the strong avoidance behaviour shown by sensitive species like caribou could limit their effectiveness. In the case of a large or busy road, the wide road-effect zone might prevent individuals from finding and using the passages. To facilitate the adaptation of sensitive species to wildlife passages, we recommend limiting the intensity of human disturbances in their surroundings (*e.g.*, by limiting human presence and vehicle noises; Clevenger and Waltho, 2005).

Our results suggest that the negative impacts of roads and increasing disturbance levels may affect animal behaviour over a wide range of scales. It may take several years after road modifications are completed to further evaluate their full impacts on animal behaviour. Time lags are common in studies assessing long-term impacts of human disturbances (Ewers and Didham, 2006), and forest-dwelling caribou were shown to display such delayed responses (Vors *et al.*, 2007). In the case of the Charlevoix caribou, if the wider four-lane highway eventually becomes a complete barrier to caribou movements, the population could be subdivided into two smaller groups, each having a greater risk of local extinction because of stochastic events (Hanski and Ovaskainen, 2003). We encourage further studies on road-avoidance behaviour to investigate whether behavioural impacts of human disturbances on wildlife may translate to impacts on population dynamics.

2.7 Acknowledgements

We thank B. Baillargeon, L. Breton, P. Dubois, J.-G. Frenette, S. Gravel, D. Grenier, R. McNicol, M. Poulin, S. Rivard and S. St-Onge. We also thank three anonymous reviewers for their suggestions. Funding was provided by the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune and the Ministère des Transports du Québec. M. L. received a graduate scholarship from the Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies.

2.8 References

- Berger, J. 2007. «Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas». *Biology Letters*, vol. 3, no 6, p. 620-623.
- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen and F. K. A. Schmiegelow. 2002. «Evaluating resource selection functions». *Ecological Modelling*, vol. 157, no 2-3, p. 281-300.
- Clevenger, A. P. and N. Waltho. 2005. «Performance indices to identify attributes of highway crossing structures facilitating movement of large mammals». *Biological Conservation*, vol. 121, no 3, p. 453-464.
- Dussault, C., J.-P. Ouellet, C. Laurian, R. Courtois, M. Poulin and L. Breton. 2007. «Moose movement rates along highways and crossing probability models». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 7, p. 2338-2345.
- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel and S. Boutin. 2001. «Avoidance of industrial development by woodland caribou». *Journal of Wildlife Management*, vol. 65, no 3, p. 531-542.

Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel and S. Boutin. 2002. «Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, no 5, p. 839-845.

Ewers, R. M. and R. K. Didham. 2006. «Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation». *Biological Reviews*, vol. 81, no 1, p. 117-142.

Forman, R. T. T., D. Sperling, J. A. Bissonette, A. P. Clevenger, C. D. Cutshall, V. H. Dale, L. Fahrig, R. France, C. R. Goldman, K. Heanue, J. A. Jones, F. J. Swanson, T. Turrentine and T. C. Winter. 2002. *Road ecology: science and solutions*, Washington: Island Press, 481 p.

Frid, A. and L. Dill. 2002. «Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk». *Conservation Ecology*, vol. 6, no 1.

Gagnon, J. W., T. C. Theimer, N. L. Dodd, S. Boe and R. E. Schweinsburg. 2007. «Traffic volume alters elk distribution and highway crossings in Arizona». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 7, p. 2318-2323.

Gerlach, G. and K. Musolf. 2000. «Fragmentation of landscape as a cause for genetic subdivision in bank voles». *Conservation Biology*, vol. 14, no 4, p. 1066-1074.

Gibbs, J. P. and W. G. Shriver. 2002. «Estimating the effects of road mortality on turtle populations». *Conservation Biology*, vol. 16, no 6, p. 1647-1652.

Hanski, K. and O. Ovaskainen. 2003. «Metapopulation theory for fragmented landscapes». *Theoretical Population Biology*, vol. 64, no 1, p. 119-127.

Hebblewhite, M. and E. Merrill. 2008. «Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models». *Journal of Applied Ecology*, vol. 45, no 3, p. 834-844.

Jaeger, J. A. G., J. Bowman, J. Brennan, L. Fahrig, D. Bert, J. Bouchard, N. Charbonneau, K. Frank, B. Gruber and K. T. von Toschanowitz. 2005. «Predicting when animal populations are at risk from roads: an interactive model of road avoidance behavior». *Ecological Modelling*, vol. 185, no 2-4, p. 329-348.

Leblond, M., J. Frair, D. Fortin, C. Dussault, J.-P. Ouellet and R. Courtois. 2011. «Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity». *Landscape Ecology*, vol. 26, no 10, p. 1433-1446.

Mahoney, S. P. and J. A. Schaefer. 2002. «Hydroelectric development and the disruption of migration in caribou». *Biological Conservation*, vol. 107, no 2, p. 147-153.

Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald and W. P. Erickson. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*, 2nd Ed., Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 221 p.

May, R., A. Landa, J. van Dijk, J. D. C. Linnell and R. Andersen. 2006. «Impact of infrastructure on habitat selection of wolverines *Gulo gulo*». *Wildlife Biology*, vol. 12, no 3, p. 285-295.

Muhly, T. B., C. Semeniuk, A. Massolo, L. Hickman and M. Musiani. 2011. «Human activity helps prey win the predator-prey space race». *Plos One*, vol. 6, no 3.

Murphy, S. M. and J. A. Curatolo. 1987. «Activity budgets and movement rates of caribou encountering pipelines, roads, and traffic in northern Alaska». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 65, no 10, p. 2483-2490.

Olden, J. D., R. L. Schooley, J. B. Monroe and N. L. Poff. 2004. «Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes». *Journal of Animal Ecology*, vol. 73, no 6, p. 1190-1194.

Olsson, M. P. O., P. Widen and J. L. Larkin. 2008. «Effectiveness of a highway overpass to promote landscape connectivity and movement of moose and roe deer in Sweden». *Landscape and Urban Planning*, vol. 85, no 2, p. 133-139.

Rettie, W. J. and F. Messier. 2000. «Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors». *Ecography*, vol. 23, no 4, p. 466-478.

Rogala, J. K., M. Hebblewhite, J. Whittington, C. A. White, J. Coleshill and M. Musiani. 2011. «Human activity differentially redistributes large mammals in the Canadian Rockies National Parks». *Ecology and Society*, vol. 16, no 3.

Rytwinski, T. and L. Fahrig. 2011. «Reproductive rate and body size predict road impacts on mammal abundance». *Ecological Applications*, vol. 21, no 2, p. 589-600.

Shepard, D. B., A. R. Kuhns, M. J. Dreslik and C. A. Phillips. 2008. «Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes». *Animal Conservation*, vol. 11, no 4, p. 288-296.

Singer. 1978. «Behavior of mountain goats in relation to U.S. Highway 2, Glacier National Park, Montana». *Journal of Wildlife Management*, vol. 42, no 3, p. 591.

Smith-Patten, B. D. and M. A. Patten. 2008. «Diversity, seasonality, and context of mammalian roadkills in the southern great plains». *Environmental Management*, vol. 41, no 6, p. 844-852.

Vistnes, I. and C. Nellemann. 2008. «The matter of spatial and temporal scales: a review of reindeer and caribou response to human activity». *Polar Biology*, vol. 31, no 4, p. 399-407.

Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers and B. R. Patterson. 2007. «Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 4, p. 1249-1256.

CHAPITRE III

IMPACTS OF HUMAN DISTURBANCES ON LARGE PREY SPECIES: DO BEHAVIOURAL REACTIONS TRANSLATE TO FITNESS CONSEQUENCES?

Mathieu Leblond, Christian Dussault et Jean-Pierre Ouellet.

Sous presse dans le journal PLOS ONE.

3.1 Sommaire

Plusieurs études ont démontré les impacts négatifs des perturbations anthropiques sur le comportement, la distribution ou l'abondance des animaux, mais leurs impacts sur des traits reliés à la valeur adaptative des individus sont peu documentés. Il est primordial de déterminer si les perturbations anthropiques ont des impacts sur la valeur adaptative des animaux, afin d'élaborer des mesures d'atténuation et des plans de conservation appropriés pour les grands mammifères. Nous avons émis l'hypothèse que les activités et les infrastructures humaines causent une diminution de la performance individuelle chez les grandes proies, dû au risque de prédation accru retrouvé près de ces sources de dérangement. Nous avons évalué les impacts relatifs des coupes forestières et des routes sur la valeur adaptative d'une espèce reconnue comme étant sensible au dérangement anthropique: le caribou forestier *Rangifer tarandus caribou*. Durant 8 années consécutives (2004–2011), nous avons suivi 59 caribous forestiers adultes équipés de colliers GPS dans la région de Charlevoix, Québec. Nous avons aussi utilisé des localisations télémétriques VHF récoltées sur 28 individus entre 1999 et 2000 dans la même population. Nous avons évalué la relation entre la sélection d'habitat des caribous forestiers et leur probabilité de mourir par prédation, leur succès reproducteur et leurs dépenses énergétiques, à plusieurs échelles spatio-temporelles.

Au cours de l'étude, 27 caribous forestiers adultes sont morts par prédation (confirmée ou présumée). Les femelles suivies par télémétrie entre 2004 et 2007 ont donné naissance à 51 veaux, parmi lesquels seulement 21 ont survécu plus d'un an. La probabilité qu'un caribou forestier meure par prédation durant une année donnée augmentait avec la proportion des perturbations récentes (incluant les coupes forestières ≤ 5 ans) incluses dans son domaine vital annuel. L'impact d'une augmentation de la densité des routes pavées et des chemins forestiers dépendait de la densité globale des routes dans le domaine vital des individus. À une échelle plus fine de 10 à 15 jours avant leur mort, les individus qui sont morts par prédation ont davantage sélectionné les perturbations récentes que les individus demeurés vivants et ont évité les vieux peuplements de conifères matures (>90 ans). Enfin, la superficie des domaines vitaux annuels a augmenté avec la densité des routes. Nos résultats démontrent que les activités et infrastructures anthropiques peuvent affecter la valeur adaptative des grandes proies dans les milieux fortement aménagés.

3.2 Abstract

Anthropogenic disturbances have been demonstrated to affect animal behavior, distribution, and abundance, but assessment of their impacts on fitness-related traits has received little attention. We hypothesized that human activities and infrastructure cause a decrease in the individual performance of preys because of anthropogenically enhanced predation risk. We evaluated the impacts of commercial logging and road networks on the fitness of a large herbivore known to be sensitive to human disturbance: the forest-dwelling woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). For 8 consecutive years (2004–2011) we monitored 59 individuals using GPS telemetry in the Charlevoix region of Québec, Canada. We also used *Very High Frequency* telemetry locations collected on 28 individuals from 1999–2000. We related habitat selection of adult caribou at various spatio-temporal scales to their probability of dying from predation, and to indices of their reproductive success and energy expenditure. The probability that adult caribou died from predation increased with the proportion of recent disturbances (including cutblocks ≤ 5 years old) in their annual home range. The respective effects of increasing paved and forestry road densities depended upon the overall road density within the home range of caribou. At a finer scale of 10 to 15 days before their death, caribou that were killed by a predator selected for recent disturbances more than individuals that survived, and avoided old mature conifer stands. The home range area of caribou increased with road density. Finally, the composition of the home range of females had no effect on their reproductive success. We show that human activities and infrastructure may influence the individual performance of large prey species in highly managed regions. We outline the need to consider the full set of impacts that human development may have on threatened animal populations, with particular emphasis on predator-prey relationships and population dynamics.

3.3 Introduction

Human disturbances including industrial development, transportation, or resource extraction may have damaging effects on wildlife (Gill, Sutherland and Watkinson, 1996). Many studies have investigated changes in behavior, abundance, or distribution of organisms resulting from anthropogenic disturbance (*e.g.*, see reviews by Stankowich, 2008; Fahrig and Rytwinski, 2009). However, the direct and indirect impacts of human disturbances on animal fitness have received less attention. Assessing the impacts of human activities on the fitness of free-ranging wildlife requires long-term, spatially explicit observations (McLoughlin *et al.*, 2007), which are difficult to obtain, especially for long-lived, large mammal species. Yet these species are likely the most vulnerable to extirpation by humans because of their extensive habitat requirements and low reproductive rates (Rytwinski and Fahrig, 2011). Determining whether behavioral modifications in response to human disturbance translate into impacts on survival or reproductive success is of paramount importance to develop suitable mitigation measures and conservation plans for large mammals (Gill, Norris and Sutherland, 2001).

Commercial logging activities and road networks are two major sources of anthropogenic disturbance which may affect individual performance of large mammals that occur in managed forested landscapes. First, vehicle collisions on roads may cause a substantial number of deaths, threatening the persistence of vulnerable populations (Lopez *et al.*, 2003). Roads may modify foraging routes (Frair *et al.*, 2008), and create barriers to animal movements (Dyer *et al.*, 2002) and mating opportunities (Epps *et al.*, 2005). Commercial logging may cause functional habitat loss and fragmentation (Chubbs *et al.*, 1993; Smith *et al.*, 2000), constraining the resource selection of animals towards riskier environments and possibly increasing

predation risk (Wittmer *et al.*, 2007). Finally, behavioral changes due to human disturbances (*e.g.*, increased vigilance) may reduce the time and energy allocated to other activities, like foraging or mating, resulting in considerable implications for growth, body weight, and/or reproduction (Frid and Dill, 2002). Thus, animals selecting resources must make trade-offs between habitat patches that are favorable for foraging and breeding activities while avoiding the risks associated with predation and human activities (Hebblewhite and Merrill, 2008).

Recent empirical evidence also suggests that human infrastructure may strongly affect trophic interactions in large mammal communities. James and Stuart-Smith (2000) found that wolves (*Canis lupus*) in Alberta (Canada) were able to capture large prey more efficiently in the vicinity of linear corridors. Conversely, Berger (2007) observed that female moose (*Alces alces*) in Yellowstone (USA) gave birth closer to roads as brown bear (*Ursus arctos*) density increased in the park, and suggested that moose were using human infrastructure as a shield from their human-averse predators. Therefore, anthropogenic disturbances could have different impacts on animal performance, depending upon the responses of both prey and predator and the scale(s) at which those animals react to human activity (Rettie and Messier, 2000; Johnson *et al.*, 2002).

In this study, we investigated the consequences of major landscape disturbances on various fitness-related traits in a large herbivore that was previously shown to display strong behavioral reactions to human infrastructure: the forest-dwelling (boreal) caribou (*Rangifer tarandus caribou*). Caribou are declining across most of their range (Vors and Boyce, 2009) and forest-dwelling caribou, a woodland caribou ecotype that occurs in the North American boreal forest, are listed as threatened under Canada's Species At Risk Act. The conversion of old-growth conifer forests, forest-dwelling

caribou's prime habitat, into early seral stages of mixed forests following commercial logging (Schaefer, 2003), as well as the presence of anthropogenic features like road networks (Dyer *et al.*, 2002), are recognized as two major human-induced habitat modifications impeding caribou population recovery. Despite the scarcity of empirical evidence (but see Wittmer *et al.*, 2007; Dussault *et al.*, 2012), it is generally thought that anthropogenic sources of disturbance (*e.g.*, cutblocks, linear features) act synergistically to affect caribou fitness.

We investigated the impacts of human disturbances on individual performance of adult caribou, by relating resource selection with proxies of fitness over several spatio-temporal scales. We hypothesized that anthropogenic sources of disturbance cause a decrease in fitness for large prey species, because of the anthropogenically enhanced predation risk (*sensu* Whittington *et al.*, 2011). We predicted that predation mortality would increase in cutblocks and regenerating stands following logging where wolves actively search for moose, but also prey on caribou (Wittmer, Sinclair and McLellan, 2005). We also predicted that predation mortality would increase in areas of high road density, because wolves may actively use them as travel routes to patrol their territory and improve their probability of finding and capturing moose, which may also increase their probability of capturing caribou (James and Stuart-Smith, 2000).

In addition to survival, fitness is also linked to reproductive success (Brommer *et al.*, 2004) and the amount of energy allocated to activities like foraging (Bergman *et al.*, 2001) and reproduction (Clutton-Brock, Albon and Guinness, 1989). To consider these aspects of individual performance in adult caribou, we investigated the impacts of human disturbances on the annual calving rate of females and the probability that a calf died by predation during its first year of life. We also assessed indirect indices of

energy expenditure related to patterns of space use by caribou, namely annual and seasonal home range sizes. We predicted that the calving rate of adult females and calf survival would decrease in disturbed areas (*i.e.*, areas of high cutblock and road densities), because of both direct (*i.e.*, calves have a higher probability of being killed by a predator) and indirect costs (*i.e.*, females may allocate less energy to reproduction) of the enhanced predation risk next to human infrastructure (Creel and Christianson, 2008). We also predicted that adult caribou would have larger home ranges (Anderson *et al.*, 2005) when using disturbed areas in order to access suitable resources while avoiding human disturbances and predators.

3.4 Materials and methods

Ethics statement

Caribou capture and handling procedures were approved by Animal Welfare Committees of the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) and the Université du Québec à Rimouski (permits CPA#04-00-02 to CPA#10-00-02, renewed each year). Once an animal was caught in the net, the capture team quickly placed a blindfold on its eyes. Animals were not anesthetized, and were immediately released after being fitted with the collar (which took approximately 15 minutes). All manipulations were performed by experienced wildlife technicians. No permit was required in regards to land access, because our field teams were employees of the ministry of natural resources and wildlife.

Study area

Our study area (approximately 7 250 km²) was located north of Québec City in the Laurentides Wildlife Reserve, Québec, Canada. The study area also included the Grands-Jardins National Park of Québec, initially designed to preserve the critical wintering range of the Charlevoix caribou population, as well as parts of the Jacques-Cartier and Hautes-Gorges-de-la-Rivière-Malbaie National Parks of Québec. Caribou hunting is prohibited in the study area, while commercial logging is allowed in the wildlife reserve but is prohibited in the parks. The region was subject to a high degree of anthropogenic habitat alteration, with approximately 37% of the study area

covered by disturbed habitats including roads and numerous cutblocks of different ages (see Leblond, Dussault and Ouellet, 2013 for additional details and map).

Caribou capture, telemetry, and data collection

Between April 2004 and March 2011, we captured 59 caribou (42 female and 17 male) by net-gunning from a helicopter, and fitted them with GPS telemetry collars (models TGW-3600 or TGW-4600, Telonics Inc., Mesa, AZ, USA) programmed to collect locations every 2.5, 3 or 7 hours depending upon the collar model and year. We captured both juveniles (1.5–2.5 years old) and adults (> 2.5 years old), and estimated their age using visual examination of tooth wear (Hewison *et al.*, 1999). We recaptured caribou periodically (at 1 or 2 year intervals) to download location data and replace battery packs. Individuals were monitored for 2 to 81 months. We collected >460 000 caribou locations based on 197 caribou-years, for an average of 2 288 locations per individual, per year. Collars were programmed to drop at the end of the study (winter 2012) with a timer release mechanism. GPS collars were equipped with mortality sensors that transmitted a mortality signal after 4 hours of immobility. We conducted telemetry flights regularly to identify dead individuals and defective collars. The frequency of telemetry flights was ranging from successive flights close apart (*e.g.*, every day during periods of highest calf vulnerability from 2004–2006, see Pinard *et al.*, 2012) to a maximum of 3 months apart.

To increase our sample size, we used caribou locations from *Very High Frequency* (VHF) telemetry collars collected on 28 individuals (27 female and 1 male) in the same population from late 1998 to early 2001 (Courtois, 2003). During this period, caribou were located by plane or helicopter every 3 to 5 days during calving (21

May–20 June), rut (15 September–31 October) and late winter (1 February–15 March), and every 3 to 4 weeks during the remainder of the year. This additional database added two complete years of monitoring (1999–2000; 43 caribou-years) to our annual survival analysis. These caribou locations were only used for broader scale analysis because location frequency and accuracy provided by the VHF monitoring was not adequate for other purposes.

When we detected a mortality signal, we visited the site as soon as possible (usually the same day but up to 5 days later) to determine the cause of mortality. We considered the presence of disarticulated, dispersed, or crushed bones, blood, and other signs of predator presence including feces, tracks, hair, tooth marks, and scratching near the carcass as evidence of predation (Courtois, 2003). Because we were interested in mortality by predation, we performed our initial survival analyses only for individuals that died from predation, and "censored" (*sensu* Heisey and Patterson, 2006) caribou that died from natural or accidental causes not related to predation. Preliminary analyses performed using individuals which died from an undetermined cause and individuals killed by predators yielded similar results. We also performed preliminary analyses showing that the age and sex of dead individuals, the timing of death, and the habitat characteristics found in a 1-km spatial extent around mortality sites did not differ between confirmed predation events and mortalities of undetermined causes (Table 3.1). Therefore, and because it is very likely that most undetermined causes of caribou mortality were due to predation (*i.e.*, predation is the main cause of adult mortality in large herbivores, Gaillard *et al.*, 2000), we combined mortalities due to predation and undetermined causes in statistical analyses.

Table 3.1. Parameter estimates (β) \pm standard error (SE) of the logistic regression describing the relationship between the cause of mortality of forest-dwelling caribou monitored using GPS telemetry in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004-2011, and the age and sex of individuals, time of death (in months), and habitat characteristics included in a 1-km spatial extent around mortality sites. Caribou were either killed by wolf ($n = 11$) or died of undetermined causes likely linked to predation ($n = 9$). Results show that individuals, time of death, and habitat surrounding mortality sites were not statistically different between the two mortality causes (all covariates have $P \geq 0.34$)

Variable	$\beta \pm SE$	P
Intercept	0.06 ± 1.25	0.96
Age of individual	0.05 ± 0.05	0.39
Sex of individual	0.16 ± 0.54	0.77
Time of death (months)	0.07 ± 0.17	0.69
% of old mature conifer	-0.01 ± 0.02	0.53
% of wetland	-0.05 ± 0.05	0.38
% of deciduous	-0.99 ± 0.97	0.34
% of recent disturbance ≤ 5 years	0.01 ± 0.01	0.56
% of old disturbance 6–20 years	0.04 ± 0.04	0.34
% of regenerating	0.06 ± 0.11	0.57
% of open lichen woodland	0.01 ± 0.02	0.71
% of other	-0.02 ± 0.03	0.49
Road density ($\text{km} \cdot \text{km}^{-2}$)	$<-0.01 \pm <0.01$	0.58

We obtained reproduction data from a companion study that evaluated the reproductive success of all female caribou monitored in the same population from 2004–2007. During this 4-year period, Pinard *et al.* (2012) visually located radio-collared females by helicopter during the calving period to determine if they had given birth. They captured newborn calves, fitted them with an expandable VHF collar (model M2510B, Advanced Telemetry Systems, Isanti, MN, USA), and conducted telemetry flights every day during the first 5 weeks following birth to monitor calf survival. After this period of high calf vulnerability, telemetry flights were spaced 2 months apart, and all calves that survived through the vulnerability period reached at least 1 year-old. Therefore, from 2004 to 2007, we knew whether a female 1) did not calve, 2) had a calf that died soon after birth, or 3) had a calf that survived up to 1 year-old.

Spatial data

We determined land cover types using digital forest maps provided by the MRNF, updated annually to include new cutblocks and roads. We created 9 habitat classes based on dominant cover type, tree height and age class. Habitat classes included old mature conifer-dominated forests (conifer and mixed stands >90 years old; availability = 11.5% of the study area), young mature conifer-dominated forests (conifer and mixed stands 50-90 years old; 31.0%), mature deciduous forests (>50 years old; 2.8%), recent cutblocks or natural disturbances (≤ 5 years old; 10.7%), old cutblocks or natural disturbances (6-20 years old; 10.5%), regenerating stands (generally 20 to 30 years after disturbance; 25.6%), open lichen woodlands (1.0%), wetlands (2.3%), and other (*e.g.*, lakes and powerline right-of-ways; 4.6%). We combined natural disturbances (*e.g.*, forest fires) with anthropogenic disturbances based on their age to reduce the number of habitat classes. Cutblocks were 2.4–3.2

times more abundant than natural disturbances in the study area, depending upon year.

We discriminated between active roads (paved roads and 1st order forestry roads) and potentially derelict roads (2nd and 3rd order forestry roads, see Desautels *et al.*, 2009) to represent different levels of human disturbance to caribou (Leblond *et al.*, 2011). Active roads were 35–90 m wide (including right-of-ways), routinely maintained even during winter, and had a life expectancy of at least 10 years (much more for paved roads). Derelict roads were 15–30 m wide (including right-of-ways) with a life expectancy of a few months up to a maximum of 10 years (Desautels *et al.*, 2009). Derelict roads were not maintained by logging companies after logging operations were completed, but were likely maintained due to frequent use by hunters and recreationalists. We separated active and derelict roads to test for potential differences in the response of caribou to their different characteristics and local densities (0.19 vs. 1.47 km·km⁻² for active and derelict roads, respectively). We obtained densities of active and derelict roads by dividing the cumulative road length within caribou home ranges by their area (km·km⁻²). We standardized raw values of road densities using the equation $([x - \mu] / \sigma)$, where μ was the mean and σ the standard deviation of the entire range of values x .

Scales of analyses

We investigated the relationship between the likelihood that a caribou died from predation and their habitat selection pattern, specifically examining their avoidance of anthropogenic sources of disturbance at various spatio-temporal scales (Rettie and Messier, 2000). For our broad scale analyses, we assessed survival probability and

home range composition using the annual home range delimited with the 100% minimum convex polygon encompassing caribou locations collected during a year (January 1 to December 31, $n = 245$). At the intermediate scale, we used the same approach to determine survival probability and seasonal home range composition ($n = 874$) for five biologically meaningful periods delineated by Courtois (2003): spring (15 April–20 May), calving (21 May–20 June), summer (21 June–14 September), rut (15 September–31 October), and winter (1 November–14 April). However, seasonal home range analyses gave similar results to the annual home range analyses, therefore we only report annual home range results.

For our finest scales of analyses, we examined if the habitat selection patterns of individuals that died from predation differed from individuals that survived, only using data directly preceding the death of individuals. These analyses were performed on 3 separate scales encompassing the last 15, 10, or 5 days before death. Preliminary analyses performed using larger (30 days) or smaller (2 days) time windows had results similar to the 15 days or 5 days analysis, respectively. For these fine-scale analyses, we summarized habitat covariates within buffer circles having a radius of 1 km (and an area of 3.1 km^2) around each location. We used this method to evaluate the landscape context surrounding each caribou before its capture by predators.

Statistical analyses – broad scale

We investigated the influence of vegetation, cutblocks, and roads on the following indices of individual performance: the probability that an adult caribou died from predation, the calving rate of females, the probability that a calf died by predation during its first year of life, and home range size. We also included age and age² as

covariates because we expected that fitness indices would be related to age, with prime adults performing better than the youngest and oldest individuals (Loison *et al.*, 1999; Weladji *et al.*, 2010). For each of these analyses, we built 10 candidate models based on our predictions (Table 3.2), which we compared using Akaike's Information Criterion corrected for small sample sizes (AIC_c ; Burnham and Anderson, 2002). We used the same candidate models for all analyses.

For each trait, we ranked the 10 candidate models by calculating the difference in AIC_c between each model and the best model ($\Delta AIC_c = AIC_{ci} - AIC_{cmin}$) to select the most parsimonious model. We performed multicollinearity diagnostics using the REG procedure in SAS 9.2 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), and discarded the open lichen woodlands category from all our analyses because of its high variance inflation value (VIF). After its removal, VIF of other variables was ≤ 1.72 , which allowed for valid statistical inferences (Graham, 2003).

We evaluated the probability of adult caribou dying from predation at a broad scale by estimating Cox regression models (White and Garrott, 1990) using status \times time as the dependent variable and covariates included in Table 3.2 as the independent variables. In this analysis, status indicated whether an individual was alive or dead at the end of the year, and time was the number of days between January 1st (or the start of the monitoring if it started within the given year) and either the death or the censoring of the individual. Censoring occurred when the animal survived the whole year (time = 365), when we lost contact with the GPS collar, when we released live individuals without a collar, or when individuals died from a cause unrelated to predation. We performed these analyses using both VHF data from 1999–2000 and GPS data from 2004–2011, with the PHREG procedure in SAS which allowed staggered entry of collared animals into the sample (Allison, 1995). We also

performed an *a posteriori* survival analysis using the same covariates as the most parsimonious model, where we evaluated the effect of increasing active and derelict road densities in areas of low and high total road density (*i.e.*, active + derelict road densities combined), respectively. Specifically, we added to the model a binary variable indicating whether total road density within a given home range was below or above the median total road density within the home range of all caribou (median = $1.65 \text{ km} \cdot \text{km}^{-2}$), as well as interactions between this dummy variable and active and derelict road densities.

We assessed the effects of broad scale habitat covariates on our two indices of reproductive success by performing logistic regression models in a GLIMMIX procedure (SAS), using covariates included in Table 3.2 as the independent variables. For the annual calving rate, we used a binary variable indicating whether females had a calf or not in a given year as the dependent variable. For the survival probability of calves up to 1 year-old, we only kept females that calved, and used a dependent binary variable indicating if a female had a calf that either survived or died in its first year of life. We performed these analyses using data collected in 2004–2007 on 73 female-years.

Finally, to evaluate the impacts of human disturbance on our broad scale index of space use, we performed a linear regression using home range size (km^2) as the dependent variable, and the covariates included in Table 3.2 as independent variables. We performed this analysis with GPS data from 2004–2011 using the GLIMMIX procedure in SAS.

Table 3.2. Description of the candidate models used to investigate the relationship between habitat selection or home range composition and the probability that adult caribou died from predation, the calving rate of females, the probability that a calf died by predation during its first year of life, and home range size of adult forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada

Model	Name	Variables (units)	Number of parameters (k)
1	Age	Age (year) + Age ²	2
2	Roads	Density of active roads + Density of derelict roads (km ² ·km ⁻²)	2
3	Habitat class	Percentage of each habitat class (%) [*]	7
4	Recent disturbances	Percentage of cutblocks or natural disturbances ≤5 yrs old (%)	1
5	Age + Roads	Model 1 + Model 2	4
6	Age + Habitat class	Model 1 + Model 3	9
7	Age + Recent disturbances	Model 1 + Model 4	3
8	Roads + Recent disturbances	Model 2 + Model 4	3
9	Age + Roads + Recent disturbances	Model 1 + Model 2 + Model 4	5
10	Age + Roads + Habitat class (Global)	Model 1 + Model 2 + Model 3	11

* The habitat class model includes old mature conifer, wetland, deciduous, recent and old disturbances, regenerating, and other.

Statistical analyses – fine scale

To evaluate whether resource selection behavior at a fine spatio-temporal scale was linked to adult caribou survival probability, we compared resource selection of individuals that died from predation (or from an unknown cause) during the last 15, 10, or 5 days before their death to the resource selection of individuals that survived through the same period. We used a resampling approach to randomly match individuals that died ($n = 20$) to individuals that survived ($n = 39$) during the same period prior to the caribou deaths (adapted from Dussault *et al.*, 2012). Therefore, each individual that died from predation was randomly paired to one individual that survived, and the pairing changed in each iteration.

After each iteration, we used the resulting database to fit mixed effects resource selection functions (RSF; Manly *et al.*, 2002) using the GLIMMIX procedure in SAS. We set individual-year as a random intercept. RSFs contrasted habitat covariates within 1 km of recorded caribou locations with those found around a similar number of random locations drawn within the annual home range of caribou, using GPS data from 2004–2011. We tested the effect of all habitat covariates (see the global model of Table 3.2) and interactions between caribou status (either dead or alive) and each habitat covariate. After 1000 iterations for each of the three time windows, we calculated the mean and 90% confidence limits of the parameter estimates obtained from these 1000 RSFs. Contrary to our broad scale analyses, in which we used 95% confidence limits, we present 90% confidence limits for the fine scale analyses due to the smaller sample size.

3.5 Results

From 1999–2000 and from 2004–2011 inclusively, 12 adult caribou died from confirmed predation events, 4 died from natural accidental causes (*e.g.*, calving, drowning), 3 died from accidents involving humans (*e.g.*, moose hunter mistake, problem during capture), and 15 died from an undetermined cause, for a total of 34 mortalities. From 2004–2007, collared female caribou gave birth to 51 calves, 21 of which (41%) survived their first year of life. All confirmed predation events on adult caribou were caused by wolves, while 95% of confirmed predation events on calves were by black bear (*Ursus americanus*; Pinard *et al.*, 2012)

Broad scale

Adult survival probability was best explained by a model including the age, road density, and recent disturbances covariates (Table 3.3). The probability that a caribou died from predation in a given year increased with the proportion of recent disturbances and the density of active roads within their annual home range, and it decreased with the density of derelict roads (Table 3.4). Our *a posteriori* analysis revealed that the effects of active and derelict road densities on adult caribou survival varied with total road density in their home range (Figure 3.1). In areas of low total road density, the probability of dying increased with increasing active road density but decreased with increasing derelict road density. In areas of high total road density, both effects were inversed, *i.e.*, the probability of dying decreased with increasing active road density but increased with increasing derelict road density.

The calving rate of adult females was best explained by a model including road density covariates only, and the probability that a calf died by predation during its first year of life was best explained by a model including recent disturbances only (Table 3.5). However, the most parsimonious models for both indices of female reproductive success did not include any statistically significant effects (Table 3.6).

The home range size of adult caribou was best explained by a model including age, road density, and habitat class covariates (Table 3.7). The annual home range area of caribou increased with the density of both types of roads and the proportion of the "other" category, and it decreased with the proportion of recent and old disturbances in the home range (Table 3.6).

Fine scale

The three spatio-temporal scales (15, 10, and 5 days before death) we used to assess fine scale resource selection by adult caribou provided complementary insights on the effects of habitat covariates on adult caribou survival probability (Table 3.8). Individuals that survived avoided areas with high densities of both types of roads and regenerating stands, and selected recent disturbances and wetlands (during the last 15 to 10 days only; see the estimates for habitat covariates without interaction). The interaction between habitat covariates and caribou status revealed that the selection pattern of individuals that died by predation differed from that of individuals that survived for some habitat variables. Fifteen days before death, caribou that ended up being killed by predators avoided old mature conifer stands, and avoided regenerating stands more than individuals that survived. During the last 10 days, caribou that died selected recent disturbances more than individuals that survived. Finally, individuals

that died from predation avoided the “other” category at all spatio-temporal scales, which contrasts with individuals that survived (Table 3.8).

Table 3.3. Relative support of models used to investigate the relationship between annual home range composition and the probability that adults died from predation in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 1999–2000 and from 2004–2011. Model log-likelihood (LL) and difference in AIC_c values relative to the most parsimonious model (ΔAIC_c) are given

Rank	Model	LL	ΔAIC_c
1	Age + Roads + Recent disturbances	-99.60	0.00
2	Age + Recent disturbances	-105.29	7.21
3	Age + Roads	-104.70	8.12
4	Age	-107.07	8.73
5	Age + Roads + Habitat class (Global)	-98.66	11.10
6	Age + Habitat class	-104.24	17.86
7	Roads + Recent disturbances	-133.56	63.74
8	Recent disturbances	-136.69	65.92
9	Roads	-138.82	72.22
10	Habitat class	-136.19	77.39

Table 3.4. Regression coefficients (β), hazard ratios (HR), and 95% confidence limits of hazard ratios (95% CL) of the most parsimonious models investigating the relationship between annual home range composition and the probability that adults died from predation in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 1999–2000 and from 2004–2011. Results are given for variables included in the most parsimonious models only. HR >1 (with 95% CL excluding 1) indicate an increase in the probability of dying, and HR <1 indicate a decrease of the same probability

Covariate	β	HR	95% CL
Age (year)	-0.49	0.61	0.36:1.04
Age ²	0.03	1.03	0.99:1.07
<i>Road density (km·km⁻²)</i>			
Active roads	0.63	1.88	1.08:3.24
Derelict roads	-1.03	0.36	0.20:0.63
<i>Percentage of habitat class (%)</i>			
Recent disturbance ≤ 5 years	0.12	1.13	1.06:1.21

Table 3.5. Relative support of models used to investigate the relationship between annual home range composition and the calving rate of adult females, as well as the probability that a calf died by predation during its first year of life, in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004–2007. Model log-likelihood (LL) and differences in AIC_c values relative to the most parsimonious model (Δ AIC_c) are given

Model	Calving rate			Calf survival		
	LL	Δ AIC _c	LL	LL	Δ AIC _c	
Age	-44.38	7.34	-34.21		1.66	
Roads	-40.71	0.00	-34.36		1.96	
Habitat class	-38.08	6.64	-31.02		8.20	
Recent disturbances	-44.63	5.65	-34.51		0.00	
Age + Roads	-40.70	4.52	-34.09		6.25	
Age + Habitat class	-37.75	11.28	-30.79		13.81	
Age + Recent disturbances	-44.35	9.52	-34.16		3.93	
Roads + Recent disturbances	-40.66	2.13	-34.36		4.31	
Age + Roads + Recent disturbances	-40.64	6.78	-34.07		8.79	
Age + Roads + Habitat class (Global)	-36.65	14.72	-29.44		17.82	

Table 3.6. Regression coefficients (β) and 95% confidence limits (95% CL) of the most parsimonious models investigating the relationship between annual home range composition and the calving rate of females, the probability that a calf died by predation during its first year of life, and home-range size of adults in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004–2011. Results are given for variables included in the most parsimonious models only (otherwise indicated by an empty cell). Statistically significant effects are characterized by 95% confidence limits excluding 0

Covariate	Calving rate		Probability that a calf survived its first year		Home range size	
	β	95% CL	β	95% CL	β	95% CL
Age					0.05	-0.07:0.16
Age ²					<-0.01	-0.01:<0.01
<i>Road density (km·km⁻²)</i>						
Active roads	0.68	-0.29:1.65			0.98	0.76:1.19
Derelict roads	0.03	-0.08:0.14			0.18	0.16:0.20
<i>Percentage of habitat class (%)</i>						
Old mature conifer					-0.01	-0.03:<0.01
Wetland					-0.01	-0.11:0.08
Deciduous					0.03	-0.04:0.10
Recent disturbance ≤5 years			-0.01	-0.11:0.08	-0.05	-0.07:-0.02
Old disturbance 6–20 years					-0.07	-0.09:-0.05
Regenerating					0.02	-0.01:0.04
Other					0.08	0.01:0.15

Table 3.7. Relative support of models used to investigate the relationship between annual home range composition and home range size in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004–2011. Model log-likelihood (LL) and differences in AIC_c values relative to the most parsimonious model (ΔAIC_c) are given

Model	Home range size (km ²)	
	LL	ΔAIC_c
Age	-1305.87	163.37
Roads	-1347.04	245.69
Habitat class	-1365.96	294.18
Recent disturbances	-1415.17	379.89
Age + Roads	-1238.55	32.93
Age + Habitat class	-1259.11	85.00
Age + Recent disturbances	-1302.85	159.42
Roads + Recent disturbances	-1345.36	244.42
Age + Roads + Recent disturbances	-1236.89	31.75
Age + Roads + Habitat class (Global)	-1214.33	0.00

Table 3.8. Mean ($\bar{\beta}$) and confidence limits (90% CL) of the parameter estimates of fine scale resource selection functions comparing habitat selection between individuals that died from predation (see estimates of status \times habitat covariates interactions) and individuals that survived (see estimates of habitat covariates without interaction) in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 2004–2011. We paired individuals that died ($n = 20$) with individuals that survived ($n = 39$) during the same time period, and assessed habitat selection within 15, 10 or 5 day periods before the predation event. Estimates of status \times habitat covariates interactions represent the difference in selection between individuals that died from predation and individuals that survived, *i.e.*, for individuals that died from predation, the true value of $\bar{\beta}_x$ (for a given variable x) should be calculated as $\bar{\beta}_x$ of individuals that survived + $\bar{\beta}_x$ of individuals that died. Statistically significant effects are characterized by 90% confidence limits excluding 0

Covariate	15 days			10 days			5 days		
	$\bar{\beta}$	90% CL		$\bar{\beta}$	90% CL		$\bar{\beta}$	90% CL	
Status (Dead)	0.17	-0.28:0.63		-0.13	-0.58:0.34		0.04	-0.51:0.60	
<i>Road density (km·km⁻²)</i>									
Active roads	-0.14	-0.23:-0.05		-0.16	-0.27:-0.07		-0.17	-0.30:-0.06	
Derelict roads	-0.08	-0.12:-0.05		-0.08	-0.12:-0.05		-0.08	-0.12:-0.04	
<i>Percentage of habitat class</i>									
Old mature conifer	0.52	-0.04:1.11		0.46	-0.10:1.07		0.67	-0.02:1.36	
Wetland	1.37	0.64:2.00		1.24	0.42:1.96		1.09	-0.06:2.00	
Deciduous	-3.43	-6.26:1.54		-3.56	-6.33:1.24		-4.09	-6.40:1.56	
Recent disturbance ≤ 5 years	1.83	1.27:2.38		1.77	1.19:2.36		1.96	1.25:2.60	
Old disturbance 6–20 years	0.01	-0.88:0.76		-0.10	-0.93:0.65		-0.06	-1.12:0.85	

(continued)

(continued)

Covariate	15 days			10 days			5 days		
	$\bar{\beta}$	90% CL	$\bar{\beta}$	$\bar{\beta}$	90% CL	$\bar{\beta}$	$\bar{\beta}$	90% CL	$\bar{\beta}$
Regenerating	-0.96	-1.80:-0.11	-1.03	-1.03	-1.94:-0.22	-0.99	-0.99	-1.96:-0.06	-0.99
Other	1.13	-0.58:2.34	0.99	0.99	-0.69:2.24	1.13	1.13	-0.80:2.45	1.13
<i>Interaction between status and road density</i>									
Status \times active roads	0.01	-0.08:0.10	0.03	0.03	-0.06:0.14	0.07	0.07	-0.04:0.20	0.07
Status \times derelict roads	-0.01	-0.04:0.02	-0.01	-0.01	-0.04:0.03	-0.01	-0.01	-0.04:0.03	-0.01
<i>Interaction between status and percentage of habitat class</i>									
Status \times old mature conifer	-0.62	-1.20:-0.06	-0.39	-0.39	-1.00:0.16	-0.42	-0.42	-1.09:0.26	-0.42
Status \times wetland	0.41	-0.22:1.15	0.56	0.56	-0.17:1.38	0.66	0.66	-0.25:1.81	0.66
Status \times deciduous	-2.07	-7.06:0.75	-1.97	-1.97	-6.82:0.78	-0.84	-0.84	-6.35:1.44	-0.84
Status \times recent disturbance	0.25	-0.30:0.81	0.64	0.64	0.05:1.20	0.51	0.51	-0.12:1.20	0.51
Status \times old disturbance	0.04	-0.71:0.92	0.45	0.45	-0.30:1.28	-0.01	-0.01	-0.93:1.06	-0.01
Status \times regenerating	-1.16	-2.02:-0.32	-0.69	-0.69	-1.48:0.22	-0.73	-0.73	-1.65:0.24	-0.73
Status \times other	-2.12	-3.32:-0.41	-2.60	-2.60	-3.86:-0.90	-2.46	-2.46	-3.77:-0.52	-2.46

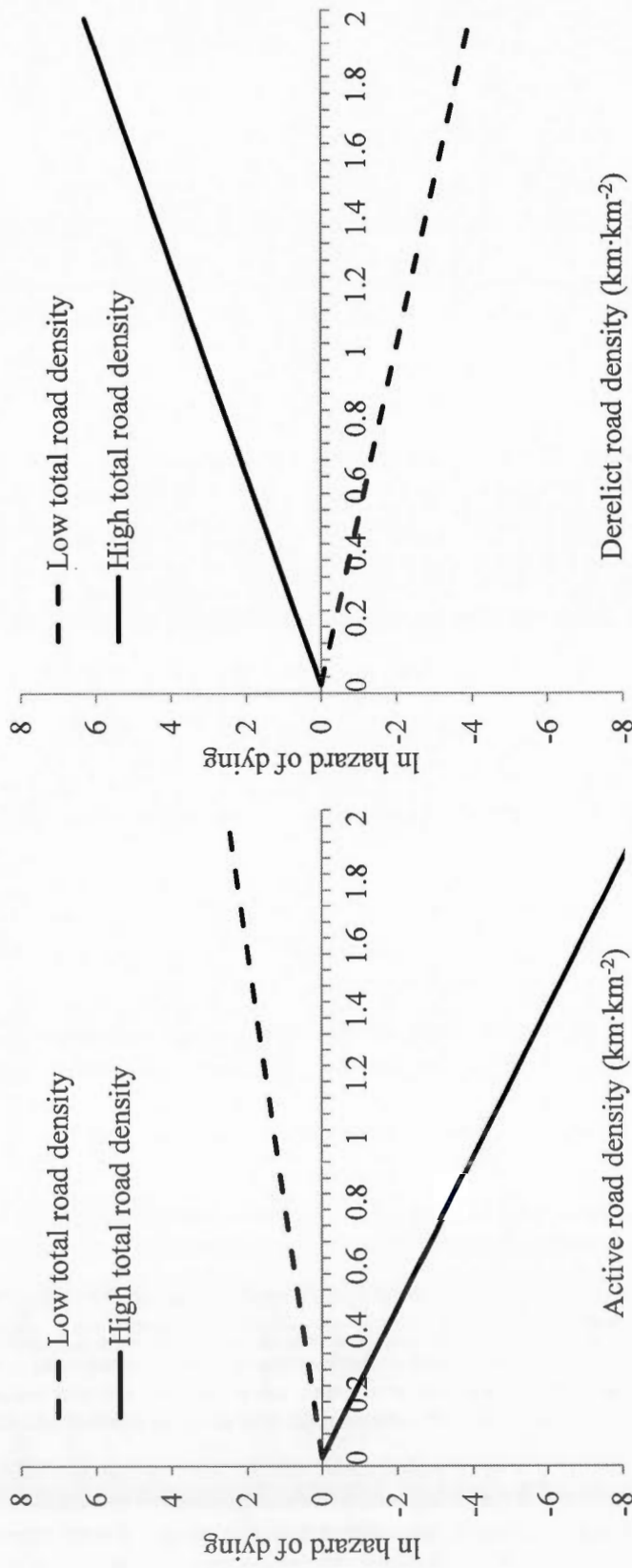


Figure 3.1. Respective effects of active and derelict road density on the probability that adult caribou are depredated in a given year (represented by the natural logarithm of the hazard of dying) in areas of low and high total road densities (below or above the median total road density found within the annual home range of all caribou), in a population of forest-dwelling caribou in the Charlevoix region, Québec, Canada, from 1999–2000 and from 2004–2011.

3.6 Discussion

Interactions between predators, prey, their habitat, and human disturbances in the landscape are complex (Laundré, 2010). The assessment of the fitness consequences of wildlife reactions towards resources and human disturbances require large datasets based on long time series (McLoughlin *et al.*, 2007). Our 10 years of spatially explicit data on 87 individual adult caribou allowed us to examine the impacts of commercial logging and roads on the adult survival of a free-ranging large mammal population at multiple scales, while considering other fitness-related traits like reproduction and energy expenditures related to space use. Although many empirical studies found strong negative impacts of human disturbance on the behavior of large mammals (*e.g.*, Dyer *et al.*, 2002; Stankowich, 2008), assessing the relationship between individual performance and reaction to disturbance was an essential next step to comprehensively assess the real impacts of human disturbance on population dynamics (Gill, Norris and Sutherland, 2001).

Our results support the hypothesis that human activities and infrastructure affect individual performance of a large prey species, because of the increased predation risk. Human infrastructure has been shown to influence the behavior of large carnivores (James and Stuart-Smith, 2000; Hebblewhite and Merrill, 2008; Whittington *et al.*, 2011) in such a way that anthropogenic disturbances may shape the landscape of fear in which large prey dwell (Laundré, 2010). Roads and cutblocks may have affected survival indirectly by increasing the efficacy of wolves in their search for large prey (James and Stuart-Smith, 2000). Caribou exhibit a strong avoidance towards roads (*e.g.*, Dyer *et al.*, 2002; Leblond, Dussault and Ouellet, 2013), and their vulnerability to predation may be higher in the vicinity of roads (James and Stuart-Smith, 2000). Abundant human infrastructure and disturbed

landscapes may modify predator-prey interactions in favor of predators in regions where human development is extensive, and where prey are more sensitive to human disturbance than predators (Dussault *et al.*, 2012). Our results also suggest that human disturbances may modify the distribution of prey in the landscape by influencing their hierarchical resource selection behavior at both broad and fine spatio-temporal scales (Rettie et Messier, 2000; Leblond *et al.*, 2011).

Individuals that established their home range in newly logged areas and/or in areas with high road densities had a much higher probability of dying by predation throughout the year. Moreover, although all caribou selected for recent disturbances at our finer scale of analysis, individuals that were killed by wolves showed both a stronger selection for recently disturbed stands (during the 10 days before death) and an avoidance of mature conifer stands (during the 15 days before death). Recent cutblocks may increase predation risk for caribou through apparent competition, as exemplified by the moose-wolf-caribou interaction in the boreal forest (Wittmer, Sinclair and McLellan, 2005), while old mature conifer stands are usually associated with lower predation risk for caribou (Gustine *et al.*, 2006). Recent work by Dussault *et al.* (2012) and Pinard *et al.* (2012) show that selection for recent cutblocks by female caribou during calving improved reproductive success, but that this behavior became detrimental as regeneration took place. We show here that strong selection for disturbed stands during other periods may be detrimental for the survival of adult caribou, even during the early seral stages ≤ 5 years following cutovers.

High densities of active roads had the strongest negative impact on adult caribou survival at a broad scale. Our survival analysis showed that an increase of $0.25 \text{ km} \cdot \text{km}^{-2}$ (*i.e.*, the equivalent of a 1 unit increase in standardized density) of active roads in the annual home range of a caribou would increase its risk of dying by 88%.

Such an increase in active road density is substantial, considering that the overall active road density in our study area was $0.19 \text{ km} \cdot \text{km}^{-2}$. This result demonstrates that the construction of a paved or 1st order forestry road within the home range of a caribou may significantly increase the risk of predation.

However, we also found that the effects of active and derelict road densities on adult caribou survival varied with the overall density of roads in the landscape. The respective effects of active and derelict road densities were reversed at low and high total road densities, with high active road densities being detrimental at low total road density, and high derelict road densities being detrimental at high total road density.

A fundamental aspect of our survival analysis is that it investigates the interplay between two species (*i.e.*, prey and their predators). Therefore, this result may stem from the functional response of wolves to roads, in our study area (Houle *et al.*, 2010; Lesmerises, Dussault and St-Laurent, 2012) as well as in other regions (Hebblewhite and Merrill, 2008). Lesmerises, Dussault and St-Laurent (2012) found that wolves in Charlevoix generally selected high road density areas, whereas Houle *et al.* (2010) found that wolves selected roads more strongly where local road density was low. However, neither study discriminated road types based on their width or respective level of disturbance like we did. Hebblewhite and Merrill (2008) found that wolves selected areas close to human infrastructure in areas where human activity was high, but they also showed that the reactions of wolves varied among individuals and packs, and with time of day. Therefore, wolves may have favored one type of road over the other based on their availability in the landscape, which may have modified the respective impacts of active and derelict road densities on adult caribou survival. More research is needed to document the functional responses of wolf to different types of roads, and their subsequent consequences on predation risk for large preys.

Although cutblocks and active roads included in the home range of adult caribou increased their probability of dying from predation, they had no significant effect on indices of reproductive success. Calving rate in the highly fragmented landscape of Charlevoix from 2004–2007 was 80%, which is slightly lower than what was observed in other woodland caribou populations (see, *e.g.*, Courtois, 2003; Wittmer *et al.*, 2007). Most woodland caribou populations in Canada, even those with negative growth rates, show relatively high gestation rates (Festa-Bianchet *et al.*, 2011). Moreover, mortality of caribou calves was not explained by the presence of human disturbances in the annual home range of their mother. Therefore, our results do not support our prediction that female reproductive success would decrease in disturbed regions because of the direct and indirect costs of anthropogenically enhanced predation risk (Creel and Christianson, 2008).

Conversely, Dussault *et al.* (2012) recently showed that high road densities in areas used by female caribou during the first weeks following calving could influence the survival of their calf through increased bear predation. These authors evaluated the effects of anthropogenic disturbance on reproductive success in the same caribou population, but used a different scale of analysis, which may explain why we obtained conflicting results (Rettie and Messier, 2000). The behavioral reactions of female caribou towards roads may affect their reproductive success at a finer spatio-temporal scale than what we used in our study, *i.e.*, within the first 4–6 weeks of the life of their calves (Dussault *et al.*, 2012). We showed that the same conclusions could not be drawn at the broader scale of the annual home range, and that all scales were not equally important for this particular trait (Levin, 1992). Despite the lack of evidence that anthropogenic disturbances affected the reproductive success of female caribou at the home range scale, we argue that the effects on adult survival should not be overlooked. Reduced adult survival may have more profound impacts on the

population dynamics of caribou and other large herbivores, compared to reduced calf survival (Gaillard *et al.*, 2000).

The size of an animal's home range depends mainly on the interaction between its energetic requirements and the spatial configuration of resources and constraints in its environment (Mitchell and Powell, 2004). We found that the size of a caribou's home range increased in areas encompassing high road densities. Roads may have affected home range size by causing functional habitat loss and fragmentation, increasing the distance between suitable habitat patches, or making some resources inaccessible (Frair *et al.*, 2008). Conversely, and contrary to our prediction, high proportions of disturbed habitat decreased home range size. Although animals usually increase home range with decreasing habitat quality (*e.g.*, Tufto, Andersen and Linnell, 1996; Mysterud, 1999) large herbivores were also shown to decrease the size of their home range with increasing patch and edge density (Kie *et al.*, 2002). Other studies have found that caribou occupied smaller ranges in regions that were strongly impacted by commercial logging activities, possibly to avoid degraded habitat (Smith *et al.*, 2000; Faille *et al.*, 2010). However, more confined home ranges could have made the detection of caribou more predictable for wolves, and may have compromised the "spacing out" anti-predator strategy of caribou (Bergerud, 1996), especially in recently disturbed areas (≤ 5 years old) where we found that the probability of predation increased.

Although we did not investigate the influence of human disturbance on body condition, empirical evidence suggests that prolonged stress caused by human disturbance may affect the growth and body condition of animals (Frid and Dill, 2002). Roads may have indirect impacts on the energetic balance of animals due to increased costs (*e.g.*, higher movement rates, costly behavioral reactions) or reduced

food intake (Frid and Dill, 2002). For example, Murphy and Curatolo (1987) observed that caribou reduced their food acquisition and showed increased vigilance in the vicinity of roads. In our study, larger home ranges may have increased energy expenditure by caribou, but not sufficiently to affect other activities like reproduction, as demonstrated by the lack of effect of human disturbances on calving rate. More research will be needed to assess whether individual fitness is affected by energy lost through increased movement rates or larger home range sizes in areas of high road densities.

In the last few decades, humans have profoundly modified caribou habitat, and these changes occurred so quickly that behavioral adaptations aimed at avoiding predation risk as well as human disturbances may have been insufficient. This has led to a global decline of caribou populations (Vors and Boyce, 2009). Through the creation and application of recovery plans, conservation agencies have been protecting caribou by limiting direct mortality (*e.g.*, by prohibiting caribou hunting) and preserving critical caribou habitat (Festa-Bianchet *et al.*, 2011). If caribou are to be maintained in human-modified landscapes over the long term, additional efforts should be directed towards mitigating the direct and indirect impacts of human disturbance on individual performance. Bridging the gap between behavioral reactions and population dynamics should be a goal pursued by researchers working to ensure the conservation of threatened species in this age of global biodiversity decline.

3.7 Acknowledgements

Data used to perform this study are available on the Dryad Digital Repository website (DOI=<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.1cc4v>). We are able to provide additional data upon request (mathieu_leblond@uqar.ca). We thank B. Baillargeon, L. Breton, P. Dubois, J.-G. Frenette, S. Gravel, D. Grenier, R. McNicol, M. Poulin, S. Rivard, and S. St-Onge for their help during data collection. We also thank M. Fast, P. Fast, K. Smith, and an anonymous reviewer for their helpful comments on an earlier version of the manuscript.

3.8 References

- Allison, P. D. 1995. *Survival analysis using SAS: a practical guide*, Cary: SAS Institute Inc., 292 p.
- Anderson, D. P., J. D. Forester, M. G. Turner, J. L. Frair, E. H. Merrill, D. Fortin, J. S. Mao and M. S. Boyce. 2005. «Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes». *Landscape Ecology*, vol. 20, no 3, p. 257-271.
- Berger, J. 2007. «Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas». *Biology Letters*, vol. 3, no 6, p. 620-623.
- Bergerud, A. T. 1996. «Evolving perspectives on caribou population dynamics: have we got it right yet?». *Rangifer Special Issue*, vol. 9, p. 95-116.
- Bergman, C. M., J. M. Fryxell, C. C. Gates and D. Fortin. 2001. «Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing?». *Journal of Animal Ecology*, vol. 70, no 2, p. 289-300.

Brommer, J. E., L. Gustafsson, H. Pietiainen and J. Merila. 2004. «Single-generation estimates of individual fitness as proxies for long-term genetic contribution». *American Naturalist*, vol. 163, no 4, p. 505-517.

Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd Ed., New-York: Springer-Verlag, 488 p.

Chubbs, T. E., L. B. Keith, S. P. Mahoney and M. J. McGrath. 1993. «Responses of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) to clear-cutting in East-Central Newfoundland». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 71, no 3, p. 487-493.

Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon and F. E. Guinness. 1989. «Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals». *Nature*, vol. 337, p. 260-262.

Courtois, R. 2003. «La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu». Thèse de doctorat, Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 350 p.

Creel, S. and D. Christianson. 2008. «Relationships between direct predation and risk effects». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 23, no 4, p. 194-201.

Desautels, R., R. Després, F. Dufresne, S. Leblanc, L. Méthot, Y. Provencher, G. Rochette, B. Sénécal and C. Warren. 2009. «Voirie forestière». In *Manuel de foresterie*, 2nd Ed., sous la dir. de Ordre des Ingénieurs forestiers du Québec, p. 1187-1244. Québec: Éditions Multimondes.

Dussault, C., V. Pinard, J.-P. Ouellet, R. Courtois and D. Fortin. 2012. «Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding or maladaptive behavior?». *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 279, no 1746, p. 4481-4488.

- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel and S. Boutin. 2002. «Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, no 5, p. 839-845.
- Epps, C. W., P. J. Palsboll, J. D. Wehausen, G. K. Roderick, R. R. Ramey and D. R. McCullough. 2005. «Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep». *Ecology Letters*, vol. 8, no 10, p. 1029-1038.
- Fahrig, L. and T. Rytwinski. 2009. «Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis». *Ecology and Society*, vol. 14, no 1.
- Faille, G., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin, R. Courtois, M.-H. St-Laurent and C. Dussault. 2010. «Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration?». *Biological Conservation*, vol. 143, no 11, p. 2840-2850.
- Festa-Bianchet, M., J. C. Ray, S. Boutin, S. Côté and A. Gunn. 2011. «Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 89, no 5, p. 419-434.
- Frair, J. L., E. H. Merrill, H. L. Beyer and J. M. Morales. 2008. «Thresholds in landscape connectivity and mortality risks in response to growing road networks». *Journal of Applied Ecology*, vol. 45, no 5, p. 1504-1513.
- Frid, A. and L. Dill. 2002. «Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk». *Conservation Ecology*, vol. 6, no 1.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison and C. Toïgo. 2000. «Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 31, p. 367-393.
- Gill, J. A., K. Norris and W. J. Sutherland. 2001. «Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance». *Biological Conservation*, vol. 97, no 2, p. 265-268.

Gill, J. A., W. J. Sutherland and A. R. Watkinson. 1996. «A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations». *Journal of Applied Ecology*, vol. 33, no 4, p. 786-792.

Graham, M. H. 2003. «Confronting multicollinearity in ecological multiple regression». *Ecology*, vol. 84, no 11, p. 2809-2815.

Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham and D. C. Heard. 2006. «Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem». *Wildlife Monographs*, no 165, p. 1-32.

Hebblewhite, M. and E. Merrill. 2008. «Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models». *Journal of Applied Ecology*, vol. 45, no 3, p. 834-844.

Heisey, D. M. and B. R. Patterson. 2006. «A review of methods to estimate cause-specific mortality in presence of competing risks». *Journal of Wildlife Management*, vol. 70, no 6, p. 1544-1555.

Hewison, A. J. M., J. P. Vincent, J. M. Angibault, D. Delorme, G. Van Laere and J.-M. Gaillard. 1999. «Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among populations». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 77, no 1, p. 58-67.

Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois and J.-P. Ouellet. 2010. «Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest». *Landscape Ecology*, vol. 25, no 3, p. 419-433.

James, A. R. C. and A. K. Stuart-Smith. 2000. «Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors». *Journal of Wildlife Management*, vol. 64, no 1, p. 154-159.

Johnson, C. J., K. L. Parker, D. C. Heard and M. P. Gillingham. 2002. «A multiscale behavioral approach to understanding the movements of woodland caribou». *Ecological Applications*, vol. 12, no 6, p. 1840-1860.

Kie, J. G., R. T. Bowyer, M. C. Nicholson, B. B. Boroski and E. R. Loft. 2002. «Landscape heterogeneity at differing scales: Effects on spatial distribution of mule deer». *Ecology*, vol. 83, no 2, p. 530-544.

Laundré, J. W. 2010. «Behavioral response races, predator-prey shell games, ecology of fear, and patch use of pumas and their ungulate prey». *Ecology*, vol. 91, no 10, p. 2995-3007.

Leblond, M., C. Dussault and J.-P. Ouellet. 2013. «Avoidance of roads by large herbivores and its relation to disturbance intensity». *Journal of Zoology*, vol. 289, p. 32-40.

Leblond, M., J. Frair, D. Fortin, C. Dussault, J.-P. Ouellet and R. Courtois. 2011. «Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity». *Landscape Ecology*, vol. 26, no 10, p. 1433-1446.

Lesmerises, F., C. Dussault and M.-H. St-Laurent. 2012. «Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 276, p. 125-131.

Levin, S. A. 1992. «The problem of pattern and scale in ecology». *Ecology*, vol. 73, no 6, p. 1943-1967.

Loison, A., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, J. T. Jorgenson and J. M. Jullien. 1999. «Age-specific survival in five populations of ungulates: Evidence of senescence». *Ecology*, vol. 80, no 8, p. 2539-2554.

Lopez, R. R., M. E. P. Vieira, N. J. Silvy, P. A. Frank, S. W. Whisenant and D. A. Jones. 2003. «Survival, mortality, and life expectancy of Florida Key deer». *Journal of Wildlife Management*, vol. 67, no 1, p. 34-45.

Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald and W. P. Erickson. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*, 2nd Ed., Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 221 p.

McLoughlin, P. D., J. M. Gaillard, M. S. Boyce, C. Bonenfant, F. Messier, P. Duncan, D. Delorme, B. Van Moorter, S. Said and F. Klein. 2007. «Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore». *Ecology*, vol. 88, no 12, p. 3192-3201.

Mitchell, M. S. and R. A. Powell. 2004. «A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources». *Ecological Modelling*, vol. 177, no 1-2, p. 209-232.

Murphy, S. M. and J. A. Curatolo. 1987. «Activity budgets and movement rates of caribou encountering pipelines, roads, and traffic in northern Alaska». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 65, no 10, p. 2483-2490.

Mysterud, A. 1999. «Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway». *Journal of Zoology*, vol. 247, no 4, p. 479-486.

Pinard, V., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin and R. Courtois. 2012. «Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape». *Journal of Wildlife Management*, vol. 76, no 1, p. 189-199.

Rettie, W. J. and F. Messier. 2000. «Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors». *Ecography*, vol. 23, no 4, p. 466-478.

Rytwinski, T. and L. Fahrig. 2011. «Reproductive rate and body size predict road impacts on mammal abundance». *Ecological Applications*, vol. 21, no 2, p. 589-600.

Schaefer, J. A. 2003. «Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga». *Conservation Biology*, vol. 17, no 5, p. 1435-1439.

Smith, K. G., E. J. Ficht, D. Hobson, T. C. Sorensen and D. Hervieux. 2000. «Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 78, no 8, p. 1433-1440.

Stankowich, T. 2008. «Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis». *Biological Conservation*, vol. 141, no 9, p. 2159-2173.

Tufto, J., R. Andersen and J. Linnell. 1996. «Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: The roe deer». *Journal of Animal Ecology*, vol. 65, no 6, p. 715-724.

Vors, L. S. and M. S. Boyce. 2009. «Global declines of caribou and reindeer». *Global Change Biology*, vol. 15, no 11, p. 2626-2633.

Weladji, R. B., O. Holand, J. M. Gaillard, N. G. Yoccoz, A. Mysterud, M. Nieminen and N. C. Stenseth. 2010. «Age-specific changes in different components of reproductive output in female reindeer: terminal allocation or senescence?». *Oecologia*, vol. 162, no 1, p. 261-271.

White, G. C. and R. A. Garrott. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*, San Diego: Academic Press, 383 p.

Whittington, J., M. Hebblewhite, N. J. DeCesare, L. Neufeld, M. Bradley, J. Wilmschurst and M. Musiani. 2011. «Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach». *Journal of Applied Ecology*, vol. 48, no 6, p. 1535-1542.

Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya and C. D. Apps. 2007. «Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population». *Journal of Animal Ecology*, vol. 76, no 3, p. 568-579.

Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair and B. N. McLellan. 2005. «The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou». *Oecologia*, vol. 144, no 2, p. 257-267.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Les routes et les coupes forestières font partie des perturbations anthropiques les plus répandues en forêt boréale aménagée. Les trois principaux chapitres de cette thèse ont permis de démontrer, entre autres, que les routes avaient des impacts négatifs sur le comportement et la performance individuelle des caribous forestiers, et que ces derniers évitaient davantage les routes ayant une intensité de dérangement élevée. La longue série temporelle de données télémétriques fiables, l'utilisation simultanée de diverses échelles spatio-temporelles et la considération de variables d'habitat potentiellement confondantes dans les analyses de sélection d'habitat ont contribué à démontrer de manière probante que les routes avaient plusieurs impacts négatifs sur l'écologie du caribou forestier.

La prochaine section permettra de faire un retour sur une des principales questions abordées au cours de cette thèse, soit : quels sont les impacts des routes sur le caribou forestier? Cette section synthétisera donc les connaissances acquises au cours de cette étude (dont un sommaire apparaît à l'Annexe A), ainsi que les connaissances disponibles dans la littérature portant sur le même thème, afin de faire la revue des nombreux impacts des routes sur les principales facettes de l'écologie du caribou forestier. Cette revue utilise un cadre conceptuel inspiré de Johnson et St-Laurent (2011) faisant intervenir différentes échelles hiérarchiques de réponses biologiques au dérangement anthropique, allant de la physiologie des animaux aux changements d'abondance de leurs populations, en passant par leurs réactions comportementales et leur valeur adaptative.

4.1 Impacts des routes sur le caribou forestier : revue des connaissances

Impacts des routes sur la physiologie du caribou forestier

Dans un article synthèse portant sur les impacts des perturbations anthropiques sur la faune, Frid et Dill (2002) ont démontré que les réactions des animaux à l'égard des stimuli provoqués par les activités humaines pouvaient être analogues à leurs réponses comportementales envers les prédateurs. Ils ont aussi fait valoir que l'évitement des activités humaines entraînait des coûts similaires aux effets indirects de la prédation (Creel et Christianson, 2008), en interférant avec d'autres activités liées à la valeur adaptative des individus (*e.g.*, alimentation, reproduction). Plusieurs études ont démontré que les activités humaines pouvaient provoquer une variété de réponses physiologiques chez les ongulés, comme la hausse du rythme cardiaque (Weisenberger *et al.*, 1996) ou l'augmentation des concentrations d'hormones liées au stress (Busch et Hayward, 2009). Toutefois, les impacts physiologiques des routes sur le caribou forestier sont encore méconnus (cependant voir Renaud, 2012). Puisque les caribous forestiers démontrent un évitement marqué envers les routes (*e.g.*, Dyer *et al.*, 2002; Courbin *et al.*, 2009; cette étude), il est fort probable que les routes et le trafic occasionnent d'abord chez eux une hausse du niveau de stress, suivie d'une réponse comportementale servant à éviter le dérangement. Davantage de recherche serait nécessaire afin d'évaluer les circonstances dans lesquelles les routes occasionnent des changements physiologiques chez le caribou forestier. Il serait aussi pertinent de vérifier si des seuils de tolérance au stress existent chez le caribou forestier, et dans quelles circonstances les impacts physiologiques des routes se traduisent en réactions comportementales ou en impacts sur leur performance individuelle (Frid et Dill, 2002).

Impacts des routes sur la sélection d'habitat du caribou forestier

Le premier chapitre de cette étude a permis de constater que les caribous forestiers sélectionnaient des distances plus élevées aux routes par rapport aux localisations aléatoires (*i.e.*, disponibilité) et qu'ils évitaient les régions où la densité de routes était élevée. Plusieurs études ont démontré que les grands herbivores évitaient les routes pavées et les chemins forestiers à une échelle donnée (*e.g.*, Dyer *et al.*, 2001, 2002; Laurian *et al.*, 2008; Bowman *et al.*, 2010; Polfus, Hebblewhite et Heinemeyer, 2011). Cependant, la présente thèse va plus loin en démontrant que, durant la plus grande partie de l'année, l'évitement local des routes ne représente qu'une partie de la réponse des caribous forestiers face aux routes, puisque ceux-ci sélectionnent préalablement des paysages ayant des densités de routes relativement faibles. De plus, la plupart des caribous forestiers qui incluaient la route 175 dans leur domaine vital avant le début des travaux de réfection l'ont exclue pendant ou après les travaux. À ce titre, la présence des routes a semblé être un facteur déterminant dans le choix de l'emplacement du domaine vital des caribous forestiers. Cet évitement des routes à partir des échelles larges jusqu'aux échelles plus fines représente un renforcement du patron comportemental d'évitement dans la sélection hiérarchique du caribou forestier (Rettie et Messier, 2000). Ainsi, la présence d'une route seule a le potentiel de réduire la qualité de l'habitat pour le caribou forestier, mais l'accumulation de routes dans un secteur donné pourrait mener à une perte fonctionnelle d'habitat (*sensu* Dennis, Shreeve et Van Dyck, 2003).

Cette thèse a aussi permis de démontrer que la route 175 était généralement évitée par l'ensemble des individus de la population à l'échelle du domaine vital, ainsi que dans des zones de dérangement s'étendant sur 5 km de part et d'autre de la route. De plus, les classes de végétation sélectionnées par le caribou forestier à l'échelle de leur

domaine vital étaient généralement évitées dans cette zone de 5 km, non pas parce que leur importance pour le caribou forestier ou leur disponibilité dans le paysage avaient changé significativement au cours de l'étude, mais plutôt à cause de leur proximité avec la route. Cet évitement jusqu'à 5 km de la route démontre que les bénéfices potentiels procurés par l'utilisation des ressources n'étaient pas suffisants pour compenser les risques perçus (*e.g.*, dérangement, prédation) par les caribous forestiers. En Scandinavie, l'évitement d'une route a même concentré les rennes dans des zones éloignées des routes et mené à la surexploitation locale des ressources alimentaires (*e.g.*, Dahle, Reimers et Colman, 2008).

Le caribou forestier a répondu négativement à l'effet de la route 175 jusqu'à 5 km, et l'évitement des routes était mieux décrit par des variables de distances aux routes et aux chemins forestiers allant de 0,75 à 1,25 km. Les zones d'effet des routes (*sensu* Forman, 2000) qui ont été observées dans la littérature s'étendent de 0,75 à 8 km pour le caribou (*e.g.*, Vistnes et Nellemann, 2001; Mahoney et Schaefer, 2002; Nellemann *et al.*, 2003; Dahle, Reimers et Colman, 2008; Polfus, Hebblewhite et Heinemeyer, 2011). Les caribous forestiers semblent donc éviter des zones relativement larges autour des routes. Les résultats obtenus au cours de cette thèse permettent d'émettre l'hypothèse que la diversité observée dans les distances d'évitement entre les études dépend, d'une part, des niveaux d'intensité variables entre les différentes sources de dérangement évaluées, et d'autre part, de la qualité et de l'accessibilité des ressources environnantes (Gill, Norris et Sutherland, 2001). Autrement dit, les zones d'influence des structures anthropiques (*sensu* Boulanger *et al.*, 2012) sont indissociables de l'environnement dans lesquelles elles ont été mesurées, *i.e.*, la réaction des animaux aux infrastructures humaines pourrait aussi dépendre de la disponibilité de zones non perturbées dans l'environnement (Gill, Norris et Sutherland, 2001). Sur ce point, la région de Charlevoix est une aire d'étude particulièrement affectée par les perturbations anthropiques. En effet, la distance maximale à laquelle un caribou

forestier pouvait y éviter une route était relativement faible, puisque l'évitement d'une route menait invariablement à la proximité d'une autre. Ainsi, la comparaison des zones d'influence de routes situées dans des régions ayant des taux de perturbation différents est donc difficile.

Impacts des routes sur les déplacements du caribou forestier

Les animaux font face à une situation de compromis lorsqu'ils rencontrent une route: leur motivation à traverser la route pour accéder aux ressources trouvées de l'autre côté peut être découragée par le risque associé aux activités humaines et aux véhicules. Or, la route 175 était très rarement traversée par les caribous forestiers, par rapport au nombre attendu si les individus s'étaient déplacés en l'absence d'une route (*i.e.*, par rapport au taux de traversée des 1000 routes simulées, voir le chapitre 2). De plus, le nombre de traversées de la route 175 (par km, par individu), et donc la connectivité entre les deux côtés de la route, a semblé diminuer avec les années. Plusieurs études ont démontré que les routes causaient un effet de barrière aux déplacements des grands herbivores (*e.g.*, Curatolo et Murphy, 1986; Dyer *et al.*, 2002; Mahoney et Schaefer, 2002; Epps *et al.*, 2005; Dodd *et al.*, 2007b). Notamment, Dyer *et al.* (2002) ont démontré que les routes étaient des filtres aux déplacements du caribou, principalement en hiver. Comme pour la présente thèse, ces auteurs ont observé que l'effet de barrière causé par les routes pouvait rendre certaines zones inaccessibles pour les individus les moins enclins à traverser. Pour les individus excluant complètement la route 175 de leur domaine vital annuel, comme l'ont fait 77% des individus de la population à Charlevoix, l'accessibilité à des régions propices de part et d'autre de la route a donc été largement diminuée (*i.e.*, 52-61% de l'aire de répartition, pour les caribous forestiers retrouvés respectivement à l'ouest ou à l'est de la route).

L'analyse du taux de déplacement des individus ayant traversé la route 175 entre 2004 et 2010 a permis de constater que les caribous forestiers se déplaçaient significativement plus rapidement durant la traversée que durant les 5 pas précédant et les 5 pas suivant la traversée (voir un exemple similaire chez l'orignal *Alces alces*; Dussault *et al.*, 2007). De plus, les densités de trafic élevées ont causé une augmentation du taux de déplacement des individus. En plus de l'évitement mesuré à proximité de la route 175 dans les analyses de sélection d'habitat, cette réponse comportementale indique que les abords des routes sont des zones où les caribous forestiers passent peu de temps. Cet évitement est probablement dû, d'une part, au dérangement provoqué par les routes (*e.g.*, bruit du trafic; Jaeger *et al.*, 2005), et d'autre part, au risque plus élevé de prédation retrouvé dans ces secteurs (Whittington *et al.*, 2011).

Impacts des routes sur le budget énergétique du caribou forestier

À proximité des routes, les animaux sont visiblement dérangés par les bruits causés par le trafic et les activités humaines (Reijnen *et al.*, 1995; Siemers et Schaub, 2011). Murphy et Curatolo (1987) ont avancé que les caribous pourraient avoir un budget énergétique défavorable à proximité des routes, puisque ceux-ci démontreraient des signes de stress (*e.g.*, déplacements accrus, comportements de vigilance) et s'alimentaient moins que dans des zones témoins. Les routes pourraient donc conduire à une diminution de l'apport nutritionnel et au déséquilibre énergétique des individus fréquentant les emprises routières (Bradshaw, Boutin et Hebert, 1998; Cameron *et al.*, 2005).

Néanmoins, puisque les caribous forestiers modifient leur comportement afin d'éviter les routes, les coûts les plus importants sont probablement ressentis à une échelle plus large que les abords des routes, notamment lors de la sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital (Johnson, 1980). Par exemple, les caribous forestiers pourraient éviter des régions riches en nourriture de qualité (donc favorables sur le plan énergétique) dû au fait qu'elles auraient aussi des densités de routes élevées. Dans cette étude, la taille des domaines vitaux (utilisée en tant qu'indice des dépenses énergétiques liées à l'utilisation de l'espace), a augmenté avec la densité des routes incluses dans le domaine vital des individus. Ceci pourrait indiquer que les caribous forestiers ont eu des dépenses énergétiques plus importantes dans les régions où les routes étaient présentes à densité élevée. Toutefois, cette étude a aussi démontré que les éventuelles dépenses énergétiques liées à l'utilisation de l'espace n'ont pas été suffisantes pour affecter le succès reproducteur des caribous forestiers. Davantage de recherche serait nécessaire afin de vérifier dans quelles circonstances les coûts attribuables aux réactions comportementales des caribous forestiers face aux routes pourraient entraîner un débalancement de leur budget énergétique.

Impacts des routes sur la survie du caribou forestier

Cette thèse a permis de démontrer que les routes actives et les chemins forestiers secondaires avaient une influence sur la probabilité de mourir par prédation des caribous forestiers, et que l'effet respectif de chaque type de route semblait dépendre de la disponibilité globale des routes dans leur domaine vital annuel. Les routes pourraient avoir affecté la survie des caribous forestiers de façon indirecte, en facilitant les déplacements des loups gris et en augmentant leur efficacité à capturer leurs proies (James et Stuart-Smith, 2000; Whittington *et al.*, 2011). En effet, les loups gris pourraient démontrer une réponse fonctionnelle dans leur sélection des

régions aux densités de routes élevées, basée sur leur disponibilité dans leur domaine vital annuel. Houle *et al.* (2010) ont démontré que les emprises des routes étaient les catégories d'habitat les plus sélectionnées par les loups gris présents à Charlevoix en hiver (soit du 1^{er} octobre au 31 mars) et Lesmerises, Dussault et St-Laurent (2012) ont démontré que les loups gris sélectionnaient généralement les zones où la densité des routes était élevée.

De façon générale, les caribous forestiers ont évité les routes et leurs abords, mais les individus qui les ont davantage utilisés étaient probablement plus vulnérables à la prédation. Ceci pourrait vouloir dire que le comportement d'évitement des routes observé chez le caribou forestier lui confère une protection adéquate contre les mortalités directes (*i.e.*, collisions routières) et indirectes (*i.e.*, risque de prédation accru) causées par les routes (Jaeger *et al.*, 2005). Cette étude est parmi les premières à démontrer des impacts des perturbations anthropiques sur la probabilité de survie des adultes chez le caribou forestier (mais voir McLoughlin, Dunford et Boutin, 2005; Wittmer *et al.*, 2007), et la première à avoir intégré l'effet des routes dans cette évaluation (voir Dussault *et al.*, 2012 pour une étude portant sur la survie des jeunes).

Impacts des routes sur le succès reproducteur du caribou forestier

Le taux de mise bas, ainsi que la probabilité qu'un veau survive jusqu'à l'âge de 1 an, ne semblaient pas être affectés par la densité des routes dans le domaine vital des femelles adultes. Le taux de survie des veaux était pourtant faible, avec environ 54% des jeunes morts par prédation, principalement par l'ours noir (Pinard *et al.*, 2012). Or, les ours noirs utilisent une stratégie d'alimentation différente de celle du loup gris. Par exemple, leur recherche constante de nourriture leur permet de rencontrer les

veaux caribou de façon fortuite (Bastille-Rousseau *et al.*, 2011). Ainsi, en évitant les routes en période de mise bas, les femelles caribous pourraient effectivement réduire leur probabilité de perdre leur veau par prédation par le loup gris, mais pas par l'ours noir (Dussault *et al.*, 2012). Leclerc, Dussault et St-Laurent (2012) ont suggéré que les femelles caribous forestiers ne seraient pas en mesure de diminuer le risque de prédation sur leur progéniture malgré leur évitement des routes et des coupes forestières à plusieurs échelles spatiales. De plus, Dussault *et al.* (2012) ont démontré que les routes présentes dans l'aire utilisée par les mères dans les premières semaines de vie de leur veau pouvaient influencer la survie des jeunes. Ainsi, les routes pourraient influencer le taux de prédation des jeunes durant la période où ils sont les plus vulnérables, soit durant les deux premiers mois de leur vie (Dussault *et al.*, 2012).

Les femelles caribous forestiers démontrent généralement un certain niveau de fidélité interannuelle au site où elles ont antérieurement mis bas (Schaefer, Bergman et Luttich, 2000). Il est généralement reconnu que la fidélité au site procure des avantages pour les animaux, notamment une meilleure survie chez les jeunes dû à la familiarité avec les ressources ou les prédateurs (Greenwood, 1980; Stamps, 1995). Or, les activités de coupes forestières ou la construction de routes au sein du site de mise bas des femelles pourraient renverser ces avantages. Faille *et al.* (2010) ont démontré qu'en présence de perturbations anthropiques, les caribous forestiers diminuaient la taille de leur domaine vital ainsi que le chevauchement interannuel entre leurs domaines vitaux, les empêchant de bénéficier des avantages liés à la fidélité au site. Ainsi, les femelles qui demeurent dans les milieux perturbés pour mettre bas peuvent faire face à un dérangement et un risque de prédation accrus. Inversement, les femelles qui modifient l'emplacement de leur site de mise bas dû à l'augmentation du dérangement anthropique peuvent perdre les avantages liés à la

fidélité au site, et ainsi voir leur succès reproducteur diminuer (Cameron *et al.*, 1992, 2005).

Impacts des routes sur la diversité génétique du caribou forestier

Les caribous forestiers de Charlevoix utilisent une aire d'un peu plus de 7 250 km², centrée autour de la route 175. Or, une extension significative de cette aire de répartition dans le futur est peu probable. En effet, l'aire est ceinturée par des régions fortement peuplées au sud (Québec) et au nord (Saguenay-Lac-St-Jean) et par le fleuve Saint-Laurent et la rivière Saguenay à l'est. Aucune émigration ou immigration n'a été observée au sein de cette population : on reconnaît donc que la population de Charlevoix est isolée des autres populations de caribous forestiers québécoises. De plus, la taille de la population est faible, avec environ 80 individus. Cette situation la rend particulièrement susceptible à des taux de consanguinité élevés (qui tendent à réduire la valeur adaptative des descendants dû, *e.g.*, à l'expression de formes homozygotes récessives de mutations délétères), à la perte de variabilité génétique (*i.e.*, diminution de l'hétérozygotie), ou à une extinction locale causée par des événements stochastiques environnementaux, démographiques ou génétiques (Foley, 1994; Lande, 1998).

La présence de routes n'a pas semblé morceler la population de caribous forestiers de Charlevoix en sous-groupes isolés, comme ce fut le cas pour d'autres grands herbivores comme le mouflon d'Amérique du désert californien (*Ovis canadensis nelsoni*; Epps *et al.*, 2005), ou pour des espèces plus petites et moins vagiles comme les amphibiens (*e.g.*, Fahrig *et al.*, 1995) et les invertébrés (*e.g.*, Keller et Largiadèr, 2003). Bien que la population entière soit isolée des autres populations québécoises

de caribous forestiers, un certain niveau de connectivité a été maintenu entre les individus au sein de la population, d'après les mouvements recensés de part et d'autre de la route 175 et entre les différentes concentrations de localisations télémétriques dans l'aire d'étude. De plus, aucun effet des routes n'a été observé sur la productivité des femelles à l'échelle de leur domaine vital. Bien qu'aucune donnée terrain ne permette de le confirmer, il semble donc que les individus aient pu avoir accès à des partenaires sexuels de façon équitable à travers l'aire de répartition. Notamment, des sites de mise bas ont été recensés des deux côtés de la route 175 à Charlevoix. Selon les résultats de la présente étude, la perte fonctionnelle et la fragmentation de l'habitat, ainsi que l'augmentation du risque de prédation dans les milieux perturbés, semblent être des problèmes beaucoup plus criants que la perte de diversité génétique pour la conservation de la population de caribou forestier de Charlevoix. En effet, ces conditions influencent déjà le comportement et la valeur adaptative des individus, et agissent à une échelle temporelle beaucoup plus rapide que l'érosion de la diversité génétique.

Impacts des routes sur l'abondance du caribou forestier

Le déclin des populations de caribou est généralement attribué à un taux de prédation élevé des individus en bas âge et, dans une moindre mesure, des femelles adultes (Rettie et Messier, 1998; McLoughlin *et al.*, 2003; Wittmer *et al.*, 2005). Bergerud et Elliot (1986) ont suggéré que les populations de caribous ne pouvaient pas subsister en présence de densités trop élevées de loups gris ($0,65$ loups / 100 km^2), et de plus en plus d'études démontrent le rôle prépondérant de l'ours noir dans la prédation des veaux caribous lors de leurs premières semaines de vie (Mahoney et Virgl, 2003; Pinard *et al.*, 2012). Or, ces prédateurs semblent bénéficier des activités humaines en forêt boréale. Notamment, les routes facilitent les déplacements et la capture des

caribous par le loup gris (James et Stuart-Smith, 2000) et l'ours noir est favorisé par l'abondance des fruits qui poussent dans les parterres de coupe en régénération (Brodeur *et al.*, 2008; Mosnier, Ouellet et Courtois, 2008). Ainsi, les routes et les coupes forestières ont des impacts négatifs sur la démographie des caribous forestiers en permettant à leurs prédateurs d'être plus efficaces et d'augmenter leur taux de prédation.

À Charlevoix, les impacts négatifs des routes ne semblent pas s'être répercutés sur la taille de la population, qui semble être stable depuis 2004 (St-Laurent et Dussault, 2012). Néanmoins, une baisse marquée dans la survie des individus adultes a été remarquée au cours des dernières années de l'étude (2008 à 2012), et la survie des jeunes ne semble pas s'être améliorée (*e.g.*, Pinard *et al.*, 2012). Ceci pourrait mener à une diminution de la taille de la population, une tendance observée un peu partout dans l'aire de répartition mondiale du caribou (Vors et Boyce, 2009). Par ailleurs, Wittmer, Ahrens et McLellan (2010) ont récemment estimé, grâce à des analyses de viabilité des populations, que différentes populations de caribous de la Colombie-Britannique, de tailles variant entre 16 et 316 individus, étaient vouées à disparaître au cours des 200 prochaines années. La conservation à long terme de la population de Charlevoix est donc loin d'être assurée.

4.2 Recommandations pour la conservation du caribou forestier

Du point de vue de la conservation, le dérangement occasionné par les perturbations anthropiques n'est préoccupant que s'il affecte la survie et la fécondité des individus, et donc s'il cause un déclin dans l'abondance d'une population (Gill, Norris et Sutherland, 2001). Or, la population de caribou forestier de Charlevoix, comme d'autres populations québécoises et canadiennes, fait face à un destin bien peu reluisant (Festa-Bianchet *et al.*, 2011). Son taux de croissance, jugé stable pour le moment (St-Laurent et Dussault, 2012), pourrait chuter très rapidement suite à un changement induit dans le taux de mortalité ou de recrutement de la population. Des événements stochastiques, tels un feu de forêt sévère ou une épidémie d'insecte, pourraient modifier drastiquement l'environnement et pousser la population vers un déclin à court ou moyen terme (Foley, 1994). Le taux de prédation des veaux caribous par l'ours noir (Pinard *et al.*, 2012), qui semble indépendant de la densité de population de caribou forestier, affecte sévèrement le taux de recrutement de la population. Des effets inversement dépendants de la densité (*i.e.*, effets Allee), comme par exemple des taux de reproduction faibles à faible densité de population (*e.g.*, dû à la diminution de la probabilité de rencontre entre mâles et femelles durant le rut) pourraient aussi mener cette petite population au bord de l'extinction. Par exemple, la population de caribous forestiers de Val-d'Or, au nombre de 75 individus dans les années 1950, ne compte à présent plus qu'une vingtaine d'individus (M. Paré, MRNF, 2011, données non publiées).

Pourtant, la conservation du caribou forestier de Charlevoix n'est pas impossible; plusieurs populations ont été restaurées à partir de tailles de populations très réduites, comme l'éléphant de mer du Nord (*Mirounga angustirostris*; Hoelzel *et al.*, 1993) ou le bison d'Amérique (*Bison bison*; Knapp *et al.*, 1999). La conservation du caribou

forestier devra obligatoirement passer par la protection de son habitat, par l'amélioration de la connectivité au sein des populations, et, si possible, par la réduction des impacts négatifs des routes sur son comportement et sa survie. Pour y parvenir, certaines pistes de solutions sont envisagées, comme la protection de son habitat critique, une meilleure gestion du réseau de routes forestières et la mise en place de mesures d'atténuation des impacts négatifs des routes.

La protection de l'habitat et les parcs nationaux

La perte d'habitat a été identifiée comme étant la menace la plus évidente pour la conservation des espèces fauniques (Wilcove *et al.*, 1998). Les routes, en plus de causer une perte fonctionnelle d'habitat dans une zone pouvant atteindre plusieurs kilomètres de part et d'autre de leur emprise, occasionnent aussi la fragmentation de l'habitat (Fahrig, 2003). Tel que démontré dans cette thèse, la probabilité de survie des caribous forestiers vivant dans des régions où la densité de routes est élevée est fortement diminuée. Afin d'assurer leur conservation, une des priorités semble être de préserver et restaurer leur habitat (Fahrig, 2001), *e.g.*, en protégeant des régions ayant de faibles densités de routes et peu de coupes forestières.

L'aire de répartition du caribou forestier de Charlevoix comprend 3 parcs nationaux. Les parcs nationaux jouent un rôle majeur dans la protection de l'habitat critique du caribou forestier (Environnement Canada, 2011). En effet, les forêts matures que les parcs nationaux contiennent assurent une bonne disponibilité en lichens terricoles, que les caribous forestiers consomment principalement en hiver (Rettie, Sheard et Messier, 1997). De plus, ces forêts matures sont moins propices à l'alimentation par les orignaux, et pourraient accueillir de plus faibles densités d'orignaux et de loups

gris (Courtois, Ouellet et Gagné, 1998). Enfin, le réseau routier y est limité à quelques routes essentielles, et le dérangement anthropique peut y être contrôlé. En ce sens, les parcs nationaux pourraient agir comme des régions « sources », où les animaux prospèrent et se reproduisent (taux de croissance positif), ce qui permettrait de contrebalancer les milieux à l'extérieur des parcs nationaux, qui ont des densités de routes élevées et qui agissent plutôt comme des puits écologiques, où le taux de croissance du caribou forestier serait négatif (Delibes, Gaona et Ferreras, 2001). Toutefois, il faut demeurer prudent avec cette assertion, puisque le caribou forestier a des besoins en espace très importants. Les parcs nationaux sont sans doute essentiels au maintien du caribou forestier durant certaines périodes critiques de leur cycle biologique annuel, mais la petite taille des aires protégées les rendent insuffisantes pour protéger l'habitat du caribou forestier en entier (Thirgood *et al.*, 2004). Néanmoins, leur présence permet la protection d'une part importante de l'habitat critique du caribou forestier, le principal outil développé par Environnement Canada (2011) pour assurer sa conservation à l'échelle canadienne.

La gestion du réseau de routes forestières

Cette étude et quelques autres (*e.g.*, Vistnes et Nellemann, 2001; Courbin *et al.*, 2009; Polfus, Hebblewhite et Heinemeyer, 2011) ont démontré que les chemins forestiers avaient presque autant d'impacts négatifs sur le caribou que les routes pavées. Notamment, plusieurs études ont démontré que les loups gris sélectionnent ces structures linéaires pour faciliter leurs déplacements, préférentiellement durant les périodes où la densité de trafic est faible (*e.g.*, Thurber *et al.*, 1994; Hebblewhite et Merrill, 2008). En agissant ainsi, ces prédateurs semblent augmenter leur efficacité à capturer leurs proies, dont le caribou (James et Stuart-Smith, 2000). À chaque année, les compagnies forestières créent un grand nombre de chemins forestiers de différents

gabarits afin d'accéder à la matière ligneuse. Bien que ces chemins ne sont pas entretenus par les compagnies forestières, ils demeurent généralement dégagés de nombreuses années après les activités de coupe forestière, dû à leur utilisation par les chasseurs, récréotouristes et autres usagers de la forêt. Chaque nouveau chemin ou sentier créé augmente donc la densité des structures linéaires sur une aire donnée, ce qui risque d'exacerber leurs effets négatifs pour le caribou forestier.

Plusieurs méthodes ont été développées afin de réduire les impacts des routes forestières jugées désuètes, allant de leur fermeture temporaire jusqu'à leur destruction (Robinson, Duinker et Beazley, 2010). La destruction complète ("*road obliteration*") est évidemment la méthode la plus efficace afin d'enrayer les effets négatifs d'une route forestière sur l'environnement (Switalski *et al.*, 2004), mais c'est aussi la méthode la plus coûteuse (Havlick, 2002). Une méthode de gestion plus abordable consiste à revégétaliser les chemins forestiers préalablement scarifiés par de la machinerie lourde (Robinson, Duinker et Beazley, 2010). Enfin, la fermeture définitive ou temporaire des routes forestières, lorsque respectée par les utilisateurs, peut s'avérer une méthode efficace et peu coûteuse (Havlick, 2002). Toutes ces pratiques sont relativement récentes, et leurs retombées réelles pour la conservation des espèces fauniques sont méconnues, particulièrement pour les espèces de grande taille. Un des rares exemples de gestion des routes dans l'habitat du caribou est présenté par Nellemann *et al.* (2010). Ces auteurs ont démontré que les rennes avaient recolonisé une section de leur aire de répartition historique suite au retrait d'une piste de ski et d'un chalet y étant associé. La gestion du réseau des routes forestières semble donc être une avenue intéressante pour restaurer la qualité de l'habitat et la connectivité du paysage pour le caribou forestier.

Mesures d'atténuation des impacts routiers et passages fauniques

Bien qu'elles aient des impacts négatifs pour la flore et la faune, les routes sont absolument essentielles au bon fonctionnement des activités humaines, tant économiques que récréatives. Lorsque des routes doivent être conservées, ou lorsque de nouvelles routes doivent être construites, il existe des mesures pour atténuer leurs impacts. À cet effet, Robinson, Duinker et Beazley (2010) proposent un cadre décisionnel basé sur l'importance des routes et leurs impacts écologiques durant leur construction, ou associés à leur présence physique et leur utilisation par l'homme. Malgré cela, le nombre de mesures réellement efficaces pour atténuer les impacts des routes pour la grande faune est relativement restreint (Romin et Bissonette, 1996; Leblond, 2007; Lesbarrères et Fahrig, 2012). De ces méthodes, la plus efficace semble être la clôture anti-cervidés associée à un ou plusieurs passages fauniques (Clevenger et Waltho, 2005).

Une clôture anti-cervidés employée seule est un obstacle infranchissable qui rend la route pratiquement imperméable aux mouvements des animaux. Pour le caribou forestier, qui évite les routes et qui est donc rarement impliqué dans des collisions routières, une clôture employée seule serait plutôt nuisible. En effet, Jaeger et Fahrig (2004) découragent l'utilisation de clôtures dans les populations animales qui subissent peu de mortalités sur les routes et qui doivent accéder aux ressources disponibles des deux côtés de la route, à moins que des structures facilitant la traversée des individus soient employées. Ainsi, une clôture associée à plusieurs passages à faune pourrait devenir avantageuse pour le caribou forestier, en canalisant les individus vers des sites de traversée sécuritaire (*e.g.*, Ng *et al.*, 2004; Olsson, Widen et Larkin, 2008). En planifiant bien leur nombre (*e.g.*, en se basant sur l'espacement allométrique; Bissonette et Adair, 2008) et leur emplacement

(Clevenger et Waltho, 2000), et en laissant aux individus le temps de s'adapter à ces nouvelles structures (Gagnon *et al.*, 2011), les passages fauniques pourraient probablement augmenter la connectivité de part et d'autre des routes pour le caribou forestier.

Néanmoins, il serait surprenant que les structures de franchissement annulent complètement les effets négatifs des routes pour le caribou forestier. D'autres mesures devraient possiblement être développées afin d'atténuer les impacts des routes pour cette espèce, comme par exemple la diminution des activités humaines en bordure des routes ou la réduction du bruit perçu dans l'emprise des routes (voir Iuell *et al.*, 2003; Clevenger et Waltho, 2005). Il reste donc beaucoup de place à l'innovation dans ce domaine. Les nouvelles méthodes d'atténuation développées devront être testées adéquatement avant d'être appliquées à une espèce aussi sensible au dérangement anthropique que le caribou forestier.

4.3 Limites de l'étude

Les trois chapitres qui composent cette thèse peignent un portrait exhaustif des principaux impacts des routes pour le caribou forestier. Néanmoins, certains éléments la composant auraient pu être améliorés. D'abord, la nature des données obtenues au cours de cette étude comportait à la fois des avantages et des inconvénients. Les avantages procurés par le suivi télémétrique des animaux sont indéniables, et ont d'ailleurs été dépeints dans l'introduction générale de cette thèse. Toutefois, le principal désavantage de la télémétrie GPS est qu'elle occasionne un délai dans la récolte des données. En effet, les colliers GPS accumulent des données sur une période de 2 ans, après quoi les individus porteurs de ces colliers doivent être recapturés pour en télécharger le contenu. Ceci a fait en sorte que les données finales n'ont été disponibles qu'à la toute fin du projet de recherche. Évidemment, cette structure de récolte des données a donné une teinte particulière à la thèse. Ainsi, chaque chapitre a été composé avec un nombre inégal de données. Par exemple, le premier chapitre a été composé avec une base de données de 3 ans, alors que le troisième chapitre comportait 10 ans de données. Cette structure de récolte des données a aussi imposé une contrainte sur le déroulement de l'étude, en limitant la plupart des analyses aux dernières années du projet, moment où la majorité des données étaient devenues disponibles. Néanmoins, le suivi à long terme du caribou forestier de Charlevoix demeure une base de données impressionnante, de laquelle plusieurs autres études pertinentes pourront découler.

La force du design expérimental du deuxième chapitre de cette thèse était l'étude du comportement du caribou forestier avant, pendant et après la réfection d'une route majeure. La caractérisation des tronçons de route selon leur statut de réfection s'est avéré être une bonne solution afin d'estimer l'augmentation du dérangement

occasionné par la route. Toutefois, il aurait été profitable d'obtenir davantage de données sur le comportement des caribous forestiers après la réfection de la route. Une plus grande série temporelle aurait permis de tester certaines hypothèses soulevées dans la littérature, comme l'habituation au dérangement (Wolfe, Griffith et Wolfe, 2000; Haskell *et al.*, 2006; cependant voir Nellemann *et al.*, 2010), ou le décalage dans la réponse numérique des populations (Ewers et Didham, 2006; Vors *et al.*, 2007). De plus, ce design avant-pendant-après aurait pu être grandement amélioré par l'ajout d'une, ou idéalement de plusieurs routes contrôles (Underwood, 1994; Roedenbeck *et al.*, 2007). Bien qu'une réplication dans les traitements (autres routes en réfection) et les contrôles (routes non modifiées) aurait amélioré le design expérimental, il aurait été logistiquement impossible de réaliser une telle manipulation, un problème commun dans les études réalisées en milieu naturel (Hurlbert, 1984). De fait, aucune autre route dans l'aire d'étude n'aurait pu représenter un contrôle réaliste de l'impact d'une route sur le comportement du caribou forestier à Charlevoix (mais voir Lesmerises, Dussault et St-Laurent, 2013 pour un exemple avec le loup gris).

Sur une note plus académique, il est pertinent de mentionner que la présente thèse n'est pas une représentation fidèle de la proposition originale déposée au début du projet de recherche. À l'origine, ce premier document proposait des analyses de mouvement servant à décrire les impacts des routes sur les déplacements à grande échelle (dispersions natales et saisonnières) du caribou forestier. Il présentait aussi une étude du rôle du lien entre la mère et son jeune dans la sélection d'habitat et le comportement de dispersion dans le contexte du dense réseau routier présent à Charlevoix. Bien que ces analyses auraient été pertinentes, ces objectifs ont dû être mis de côté à cause de l'inadéquation entre les hypothèses proposées et les données disponibles. En effet, aucun juvénile n'a été équipé d'un collier GPS en assez bas âge pour que des analyses puissent être réalisées sur le comportement de dispersion natale

ou sur la sélection d'habitat des veaux caribous durant leur première année de vie. Il est intéressant de constater que la relation entre la sélection d'habitat des juvéniles et la sélection d'habitat de leur mère a récemment été étudiée chez un autre grand mammifère, l'ours grizzli (Nielsen *et al.*, 2013).

Enfin, des sections de clôtures anti-cervidés ont été érigées de part et d'autre de la route 175 en cours de projet. Peu d'informations ont été colligées pour permettre la considération de leurs impacts sur les déplacements du caribou forestier. Toutefois, la plupart des clôtures ont été érigées hors des secteurs utilisés par les caribous forestiers et vers la fin du projet de recherche. Par exemple, le tronçon de clôture le plus long (14 km) a été érigé au sud de la zone utilisée par les caribous forestiers pour traverser la route 175, et sa construction a débuté en juillet 2010. Ainsi, les clôtures anti-cervidés ne devraient pas avoir affecté le comportement des caribous forestiers de façon notable durant l'étude. Leurs effets, qui n'ont pas été pris en compte au cours de l'étude, se sont fondus avec les impacts généraux de la route 175 mesurés dans le deuxième chapitre.

4.4 Perspectives de recherche

Cette thèse a permis d'évaluer les impacts négatifs des routes sur plusieurs aspects de l'écologie du caribou forestier, dont principalement la sélection d'habitat, les déplacements, l'utilisation de l'espace et la survie. Il serait toutefois intéressant d'explorer les impacts des routes sur d'autres facettes du comportement ou de l'écologie du caribou forestier. Bien que la discussion générale ait présenté plusieurs études ayant traité de ces impacts, elle a aussi permis de constater que plusieurs questions demeuraient toujours sans réponse. Cette section présente quelques perspectives de recherche, en proposant des études qui bâtiraient sur les résultats obtenus et l'expérience acquise au cours de cette thèse.

D'abord, il serait pertinent de réaliser des suivis télémétriques dans des régions différentes et à proximité de sources de dérangement variées, afin d'étendre le gradient de dérangement auquel les caribous forestiers pourraient répondre. La région de Charlevoix est une aire d'étude particulièrement perturbée par les activités anthropiques, et la route 175 était déjà une source de dérangement importante avant le début des travaux de réfection. Les caribous forestiers pourraient réagir différemment à l'augmentation de l'intensité du dérangement provoqué par une route de moindre gabarit, ou dans une région moins fragmentée. Par exemple, des individus vivant dans un milieu pratiquement vierge pourraient réagir plus fortement à une source de dérangement, dû à la nouveauté du stimuli et à la disponibilité de milieux plus calmes (Gill, Norris et Sutherland, 2001). Inversement, des individus vivant à l'abri de tout dérangement anthropique (ou hors d'atteinte de prédateurs) depuis plusieurs générations pourraient tout aussi bien réagir moins fortement, dû à leur inexpérience avec des stimuli liés à un risque plus élevé de mortalité. De tels suivis permettraient de mieux contextualiser les impacts des perturbations anthropiques, et pourraient

même révéler des seuils à partir desquels le comportement des animaux change drastiquement.

Cette thèse a aussi abordé des notions théoriques qui nécessitent davantage de recherche. Par exemple, le premier chapitre de cette thèse a démontré l'importance d'utiliser plusieurs échelles de sélection en simultanée dans les analyses de sélection d'habitat. Depuis la publication de cette étude, plusieurs autres chercheurs se sont aussi intéressés à cette question (*e.g.*, DeCesare *et al.*, 2012). À vrai dire, la considération des échelles spatio-temporelles appropriées pour la description des processus écologiques est reconnue depuis longtemps comme un thème central en écologie (Wiens, 1989; Levin, 1992). Bien que plusieurs métriques aient été développées afin d'évaluer la réponse hiérarchique des animaux à leur habitat (Senft *et al.*, 1987), aucune cependant ne permet de considérer l'échelle de façon continue (Alldredge et Griswold, 2006). Bien que la réponse à cette énigme mathématique ne semble pas se trouver au sein des approches statistiques employées actuellement, des avancées théoriques sur ce sujet pourraient mener au développement de métriques d'échelles en continu plus performantes pour évaluer le comportement des animaux en milieu naturel.

Cette thèse a permis de vérifier dans quels contextes et de quelles manières les caribous forestiers évitaient les routes, notamment en démontrant qu'ils réagissaient plus fortement aux routes à mesure que l'intensité du dérangement augmentait. Toutefois, cette étude n'a pas permis de découvrir à quels stimuli les caribous forestiers réagissaient. En effet, les caribous forestiers pourraient détecter et réagir aux routes à cause des bruits inhabituels (Siemers et Schaub, 2011), des lumières (Ujvári, Baagøe et Madsen, 1998), des polluants (Collins, 1984), de l'altération de la communauté de plantes (Auerbach, Walker et Walker, 1997), de la création de

milieux ouverts (Hargis, Bissonette et Turner, 1999), et/ou des signes de présence laissés par les prédateurs aux abords des routes (Whittington *et al.*, 2011). Une réponse à cette question aurait des retombées évidentes sur le développement de mesures d'atténuation adaptées au caribou forestier.

Dans le même ordre d'idée, cette thèse et d'autres études (*e.g.*, Polfus, Hebblewhite et Heinemeyer, 2011) ont permis de démontrer que les caribous forestiers réagissaient à plus ou moins grandes distances aux diverses perturbations anthropiques retrouvées dans leur habitat. Or, le rayon de perception (*sensu* Olden *et al.*, 2004) du caribou forestier est inconnu et est probablement variable selon l'individu, le stimuli détecté ou l'environnement. Les caribous forestiers interprètent probablement le dérangement provoqué par les routes en se basant sur des signaux visuels, olfactifs, auditifs, ou même leur expérience acquise au cours d'années antérieures. Une meilleure compréhension de la cognition des animaux pourrait permettre de développer des mesures d'atténuation plus efficaces, axées sur les principaux stimuli affectant leur comportement. Toutefois, ce champ d'expertise est peu développé en milieu naturel, encore moins dans le contexte des impacts des perturbations anthropiques sur la faune (Byrne et Bates, 2011). Des expérimentations sur d'autres espèces au comportement plus simple pourraient servir de base aux observations réalisées sur le terrain avec les grands mammifères.

4.5 Conclusion

La présente thèse avait pour objectif principal d'évaluer les impacts des routes sur le comportement et la survie du caribou forestier. Pourtant, la portée de cette étude est sans nul doute beaucoup plus vaste. En effet, les impacts négatifs des routes ont été démontrés chez plusieurs autres espèces sensibles au dérangement anthropique, allant des invertébrés aux grands carnivores (*e.g.*, Trombulak et Frissell, 2000; Fahrig et Rytwinski, 2009). Il en ressort que les espèces les plus vulnérables aux impacts négatifs des routes sont les espèces spécialistes, vivant naturellement à faible densité, qui ont un faible taux de reproduction, des temps de génération lents, de grands besoins en espace, ou plus généralement les espèces menacées d'extinction (Gibbs et Shriver, 2002; Rytwinski et Fahrig, 2011). Sans surprise, le caribou forestier répond à tous ces critères.

De plus, les routes ne sont qu'un des nombreux exemples d'empreintes anthropiques ayant des impacts négatifs sur la faune. Plusieurs études empiriques permettent d'affirmer que les caribous forestiers réagissent probablement aussi fortement aux routes qu'ils le font, par exemple, aux chalets (Nellemann *et al.*, 2010) ou aux villes (Polfus, Hebblewhite et Heinemeyer, 2011). La conservation du caribou forestier requiert donc non seulement l'atténuation des impacts des routes mais aussi la considération des autres activités humaines présentes dans son environnement, qui risquent d'avoir des effets cumulatifs (Johnson *et al.*, 2005). En assurant la conservation d'espèces sensibles au dérangement anthropique comme le caribou forestier, nous nous assurerons aussi que notre façon d'exploiter les ressources naturelles est durable, et que nos actions ne sont pas irréversibles.

BIBLIOGRAPHIE

Aarts, G., M. MacKenzie, B. McConnell, M. Fedak et J. Matthiopoulos. 2008. «Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data». *Ecography*, vol. 31, no 1, p. 140-160.

Abrams, P. A. 2000. «The impact of habitat selection on the spatial heterogeneity of resources in varying environments». *Ecology*, vol. 81, no 10, p. 2902-2913.

Alexander, S. M. et N. M. Waters. 2000. «The effects of highway transportation corridors on wildlife: a case study of Banff National Park». *Transportation Research Part C-Emerging Technologies*, vol. 8, no 1, p. 307-320.

Allredge, J. R. et J. Griswold. 2006. «Design and analysis of resource selection studies for categorical resource variables». *Journal of Wildlife Management*, vol. 70, no 2, p. 337-346.

Anderson, D. P., M. G. Turner, J. D. Forester, J. Zhu, M. S. Boyce, H. Beyer et L. Stowell. 2005. «Scale-dependent summer resource selection by reintroduced elk in Wisconsin, USA». *Journal of Wildlife Management*, vol. 69, no 1, p. 298-310.

Andrews, A. 1990. «Fragmentation of habitat by roads and utility corridors: a review». *Australian Zoologist*, vol. 26, p. 130-141.

Andrews, K. M. et J. W. Gibbons. 2005. «How do highways influence snake movement? Behavioral responses to roads and vehicles». *Copeia*, no 4, p. 772-782.

Auerbach, N. A., M. D. Walker et D. A. Walker. 1997. «Effects of roadside disturbance on substrate and vegetation properties in arctic tundra». *Ecological Applications*, vol. 7, no 1, p. 218-235.

Banville, D. 1998. *Plan de gestion du caribou de Charlevoix*. Québec: Ministère de l'environnement et de la faune, Direction régionale de Québec, 26 p.

Bashore, T. A., W. M. Tzilkowski et E. D. Bellis. 1985. «Analysis of deer-vehicle collision sites in Pennsylvania ». *Journal of Wildlife Management*, vol. 49, no 3, p. 769-774.

Bastille-Rousseau, G., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois et J.-P. Ouellet. 2011. «Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators?». *Ecography*, vol. 34, no 4, p. 588-596.

Bélisle, M. et C. C. St-Clair. 2002. «Cumulative effects of barriers on the movements of forest birds». *Conservation Ecology*, vol. 5, no 2.

Benítez-López, A., R. Alkemade et P. A. Verweij. 2010. «The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: a meta-analysis». *Biological Conservation*, vol. 143, no 6, p. 1307-1316.

Berger, J. 2007. «Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas». *Biology Letters*, vol. 3, no 6, p. 620-623.

Bergerud, A. T. 1974. «Decline of caribou in North America following settlement». *Journal of Wildlife Management*, vol. 38, no 4, p. 757-770.

Bergerud, A. T. et J. P. Elliott. 1986. «Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 64, p. 1515-1529.

Bergerud, A. T., R. Ferguson et H. E. Butler. 1990. «Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving». *Animal Behaviour*, vol. 39, no 2, p. 360-368.

Bissonette, J. A. et W. Adair. 2008. «Restoring habitat permeability to roaded landscapes with isometrically-scaled wildlife crossings». *Biological Conservation*, vol. 141, no 2, p. 482-488.

Boulanger, J., K. G. Poole, A. Gunn et J. Wierzchowski. 2012. «Estimating the zone of influence of industrial developments on wildlife: a migratory caribou *Rangifer tarandus groenlandicus* and diamond mine case study». *Wildlife Biology*, vol. 18, no 2, p. 164-179.

Bowman, J., J. C. Ray, A. J. Magoun, D. S. Johnson et F. N. Dawson. 2010. «Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 88, no 5, p. 454-467.

Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen et F. K. A. Schmiegelow. 2002. «Evaluating resource selection functions». *Ecological Modelling*, vol. 157, no 2-3, p. 281-300.

Bradshaw, C. J. A., S. Boutin et D. M. Hebert. 1998. «Energetic implications of disturbance caused by petroleum exploration to woodland caribou». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 76, no 7, p. 1319-1324.

Brodeur, V., J.-P. Ouellet, R. Courtois et D. Fortin. 2008. «Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 86, no 11, p. 1307-1316.

Brody, A. J. et M. R. Pelton. 1989. «Effects of roads on black bear movements in Western North-Carolina». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 17, no 1, p. 5-10.

Burnham, K. P. et D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd Ed., New-York: Springer-Verlag, 488 p.

Busch, D. S. et L. S. Hayward. 2009. «Stress in a conservation context: a discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables». *Biological Conservation*, vol. 142, no 12, p. 2844-2853.

Byrne, R. W. et L. A. Bates. 2011. «Cognition in the wild: exploring animal minds with observational evidence». *Biology Letters*, vol. 7, no 4, p. 619-622.

Cameron, R. D., D. J. Reed, J. R. Dau et W. T. Smith. 1992. «Redistribution of calving caribou in response to oil-field development on the Arctic Slope of Alaska». *Arctic*, vol. 45, no 4, p. 338-342.

Cameron, R. D., W. T. Smith, R. G. White et B. Griffith. 2005. «Central Arctic caribou and petroleum development: distributional, nutritional, and reproductive implications». *Arctic*, vol. 58, no 1, p. 1-9.

Chruszcz, B., A. P. Clevenger, K. E. Gunson et M. L. Gibeau. 2003. «Relationships among grizzly bears, highways, and habitat in the Banff-Bow Valley, Alberta, Canada». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 81, no 8, p. 1378-1391.

Chubbs, T. E., L. B. Keith, S. P. Mahoney et M. J. McGrath. 1993. «Responses of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) to clear-cutting in East-Central Newfoundland». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 71, no 3, p. 487-493.

Ciarniello, L. M., M. S. Boyce, D. C. Heard et D. R. Seip. 2007. «Components of grizzly bear habitat selection: density, habitats, roads, and mortality risk». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 5, p. 1446-1457.

Clevenger, A. P., B. Chruszcz et K. E. Gunson. 2001. «Highway mitigation fencing reduces wildlife-vehicle collisions». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 29, no 2, p. 646-653.

Clevenger, A. P. et N. Waltho. 2000. «Factors influencing the effectiveness of wildlife underpasses in Banff National Park, Alberta, Canada». *Conservation Biology*, vol. 14, no 1, p. 47-56.

Clevenger, A. P. et N. Waltho. 2005. «Performance indices to identify attributes of highway crossing structures facilitating movement of large mammals». *Biological Conservation*, vol. 121, no 3, p. 453-464.

Colchero, F., D. A. Conde, C. Manterola, C. Chávez, A. Rivera et G. Ceballos. 2011. «Jaguars on the move: modeling movement to mitigate fragmentation from road expansion in the Mayan Forest». *Animal Conservation*, vol. 14, no 2, p. 158-166.

Cole, E. K., M. D. Pope et R. G. Anthony. 1997. «Effects of road management on movement and survival of Roosevelt elk». *Journal of Wildlife Management*, vol. 61, no 4, p. 1115-1126.

Collins, J. A. 1984. «Roadside lead in New Zealand and its significance for human and animal health». *New Zealand Journal of Science*, vol. 27, p. 93-98.

Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. 2002. *Évaluation et rapport de situation du COSEPAC sur le caribou des bois (Rangifer tarandus caribou) au Canada - Mise à jour*. Ottawa: Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, 112 p.

Conover, M. R., W. C. Pitt, K. K. Kessler, T. J. Dubow et W. A. Sanborn. 1995. «Review of human injuries, illnesses, and economic losses caused by wildlife in the United States». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 23, no 3, p. 407-414.

Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault et R. Courtois. 2009. «Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence». *Landscape Ecology*, vol. 24, no 10, p. 1375-1388.

Courtois, R. 2003. «La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu». Thèse de doctorat, Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 350 p.

Courtois, R., J.-P. Ouellet et B. Gagné. 1998. «Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter». *Alces*, vol. 34, no 1, p. 201-211.

Courtois, R., L. Bernatchez, J.-P. Ouellet et L. Breton. 2003. «Significance of caribou (*Rangifer tarandus*) ecotypes from a molecular genetics viewpoint». *Conservation Genetics*, vol. 4, no 3, p. 393-404.

Creel, S. et D. Christianson. 2008. «Relationships between direct predation and risk effects». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 23, no 4, p. 194-201.

Curatolo, J. A. et S. M. Murphy. 1986. «The effects of pipelines, roads, and traffic on the movements of caribou, *Rangifer tarandus*». *Canadian Field-Naturalist*, vol. 100, no 2, p. 218-224.

Dahle, B., E. Reimers et J. E. Colman. 2008. «Reindeer (*Rangifer tarandus*) avoidance of a highway as revealed by lichen measurements». *European Journal of Wildlife Research*, vol. 54, no 1, p. 27-35.

DeCesare, N. J., M. Hebblewhite, F. Schmiegelow, D. Hervieux, G. J. McDermid, L. Neufeld, M. Bradley, J. Whittington, K. G. Smith, L. E. Morgantini, M. Wheatley et M. Musiani. 2012. «Transcending scale dependence in identifying habitat with resource selection functions». *Ecological Applications*, vol. 22, no 4, p. 1068-1083.

DeCesare, N. J., M. Hebblewhite, H. S. Robinson et M. Musiani. 2010. «Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation». *Animal Conservation*, vol. 13, no 4, p. 353-362.

Delibes, M., P. Gaona et P. Ferreras. 2001. «Effects of an attractive sink leading into maladaptive habitat selection». *American Naturalist*, vol. 158, no 3, p. 277-285.

Dennis, R. L. H., T. G. Shreeve et H. Van Dyck. 2003. «Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint». *Oikos*, vol. 102, no 2, p. 417-426.

Dirzo, R. et P. H. Raven. 2003. «Global state of biodiversity and loss». *Annual Review of Environment and Resources*, vol. 28, p. 137-167.

Dochtermann, N. A. et S. H. Jenkins. 2011. «Developing multiple hypotheses in behavioral ecology». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 65, no 1, p. 37-45.

Dodd, N. L., J. W. Gagnon, A. L. Manzo et R. E. Schweinsburg. 2007a. «Video surveillance to assess highway underpass use by elk in Arizona». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 2, p. 637-645.

Dodd, N. L., J. W. Gagnon, S. Boe et R. E. Schweinsburg. 2007b. «Assessment of elk highway permeability by using Global Positioning System telemetry». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 4, p. 1107-1117.

Duchesne, M., S. D. Côté et C. Barrette. 2000. «Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada». *Biological Conservation*, vol. 96, no 3, p. 311-317.

Dussault, C., J.-P. Ouellet, C. Laurian, R. Courtois, M. Poulin et L. Breton. 2007. «Moose movement rates along highways and crossing probability models». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 7, p. 2338-2345.

Dussault, C., V. Pinard, J.-P. Ouellet, R. Courtois et D. Fortin. 2012. «Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding or maladaptive behavior?». *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 279, no 1746, p. 4481-4488.

Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel et S. Boutin. 2001. «Avoidance of industrial development by woodland caribou». *Journal of Wildlife Management*, vol. 65, no 3, p. 531-542.

Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel et S. Boutin. 2002. «Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, no 5, p. 839-845.

Environnement Canada. 2011. *Évaluation scientifique aux fins de la désignation de l'habitat essentiel de la population boréale du caribou des bois (Rangifer tarandus caribou) au Canada : Mise à jour 2011*, Ottawa: Environnement Canada, 116 p.

Epps, C. W., P. J. Palsboll, J. D. Wehausen, G. K. Roderick, R. R. Ramey et D. R. McCullough. 2005. «Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep». *Ecology Letters*, vol. 8, no 10, p. 1029-1038.

Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec. 2008. *Plan de rétablissement du caribou forestier (Rangifer tarandus) au Québec - 2005-2012*, Québec: Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Faune Québec, Direction de l'expertise sur la faune et des habitats, 78 p.

Ewers, R. M. et R. K. Didham. 2006. «Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation». *Biological Reviews*, vol. 81, no 1, p. 117-142.

Fahrig, L. 2001. «How much habitat is enough?». *Biological Conservation*, vol. 100, no 1, p. 65-74.

Fahrig, L. 2003. «Effects of habitat fragmentation on biodiversity». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 34, p. 487-515.

Fahrig, L. et T. Rytwinski. 2009. «Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis». *Ecology and Society*, vol. 14, no 1.

Fahrig, L., J. H. Pedlar, S. E. Pope, P. D. Taylor et J. F. Wegner. 1995. «Effect of road traffic on amphibian density». *Biological Conservation*, vol. 73, no 3, p. 177-182.

Faille, G., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin, R. Courtois, M.-H. St-Laurent et C. Dussault. 2010. «Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration?». *Biological Conservation*, vol. 143, no 11, p. 2840-2850.

Farrell, T. M., J. E. Sutton, D. E. Clark, W. R. Horner, K. I. Morris, K. S. Finison, G. E. Menchen et K. H. Cohn. 1996. «Moose-motor vehicle collisions - An increasing hazard in Northern New England». *Archives of Surgery*, vol. 131, no 4, p. 377-380.

Feldhamer, G. A., J. E. Gates, D. M. Harman, A. J. Loranger et K. R. Dixon. 1986. «Effects of interstate highway fencing on white-tailed deer activity». *Journal of Wildlife Management*, vol. 50, no 3, p. 497-503.

Festa-Bianchet, M., J. C. Ray, S. Boutin, S. Côté et A. Gunn. 2011. «Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 89, no 5, p. 419-434.

Finder, R. A., J. L. Roseberry et A. Woolf. 1999. «Site and landscape conditions at white-tailed deer vehicle collision locations in Illinois». *Landscape and Urban Planning*, vol. 44, no 2-3, p. 77-85.

Foley, P. 1994. «Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying-capacity». *Conservation Biology*, vol. 8, no 1, p. 124-137.

Forero, M. G., J. A. Donazar et F. Hiraldo. 2002. «Causes and fitness consequences of natal dispersal in a population of black kites». *Ecology*, vol. 83, no 3, p. 858-872.

Forman, R. T. T. 1998. «Road ecology: a solution for the giant embracing us». *Landscape Ecology*, vol. 13, no 4, p. iii-v.

Forman, R. T. T. 2000. «Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States». *Conservation Biology*, vol. 14, no 1, p. 31-35.

Forman, R. T. T., D. Sperling, J. A. Bissonette, A. P. Clevenger, C. D. Cutshall, V. H. Dale, L. Fahrig, R. France, C. R. Goldman, K. Heanue, J. A. Jones, F. J. Swanson, T. Turrentine et T. C. Winter. 2002. *Road ecology: science and solutions*. Washington: Island Press, 481 p.

Forman, R. T. T. et R. D. Deblinger. 2000. «The ecological road-effect zone of a Massachusetts (USA) suburban highway». *Conservation Biology*, vol. 14, no 1, p. 36-46.

Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne et J. S. Mao. 2005. «Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park». *Ecology*, vol. 86, no 5, p. 1320-1330.

Foster, M. L. et S. R. Humphrey. 1995. «Use of highway underpasses by Florida panthers and other wildlife». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 23, no 1, p. 95-100.

Frair, J. L., E. H. Merrill, H. L. Beyer et J. M. Morales. 2008. «Thresholds in landscape connectivity and mortality risks in response to growing road networks». *Journal of Applied Ecology*, vol. 45, no 5, p. 1504-1513.

Frair, J. L., J. Fieberg, M. Hebblewhite, F. Cagnacci, N. J. DeCesare et L. Pedrotti. 2010. «Resolving issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses using GPS telemetry data». *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 365, no 1550, p. 2187-2200.

Fraser, D. et H. Hristienko. 1982. «Moose-vehicle accidents in Ontario: a repugnant solution? ». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 10, no 3, p. 266-270.

Frid, A. et L. Dill. 2002. «Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk». *Conservation Ecology*, vol. 6, no 1.

Gagnon, J. W., N. L. Dodd, K. S. Ogren et R. E. Schweinsburg. 2011. «Factors associated with use of wildlife underpasses and importance of long-term monitoring». *Journal of Wildlife Management*, vol. 75, no 6, p. 1477-1487.

Gagnon, J. W., T. C. Theimer, N. L. Dodd, A. L. Manzo et R. E. Schweinsburg. 2007a. «Effects of traffic on elk use of wildlife underpasses in Arizona». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 7, p. 2324-2328.

Gagnon, J. W., T. C. Theimer, N. L. Dodd, S. Boe et R. E. Schweinsburg. 2007b. «Traffic volume alters elk distribution and highway crossings in Arizona». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 7, p. 2318-2323.

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison et C. Toïgo. 2000. «Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 31, p. 367-393.

Garshelis, D. L. 2000. «Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance». In *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*, sous la dir. de Boitani, L. et T. Fuller, p. 111-163. New-York: Columbia University Press.

Gerlach, G. et K. Musolf. 2000. «Fragmentation of landscape as a cause for genetic subdivision in bank voles». *Conservation Biology*, vol. 14, no 4, p. 1066-1074.

Gibbs, J. P. et W. G. Shriver. 2002. «Estimating the effects of road mortality on turtle populations». *Conservation Biology*, vol. 16, no 6, p. 1647-1652.

Gill, J. A., K. Norris et W. J. Sutherland. 2001. «Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance». *Biological Conservation*, vol. 97, no 2, p. 265-268.

Gjessing, E., E. Lyngren, S. Andersen, L. Berglind, G. Carlberg, H. Efraimsen, T. Källqvist et K. Martinsen. 1984. «Acute toxicity and chemical characteristics of moderately polluted runoff from highways». *Science of the Total Environment*, vol. 33, no 1-4, p. 225-232.

Goosem, M. 2001. «Effects of tropical rainforest roads on small mammals: inhibition of crossing movements». *Wildlife Research*, vol. 28, no 4, p. 351-364.

Groot Bruinderink, G. W. T. A. et E. Hazebroek. 1996. «Ungulate traffic collisions in Europe». *Conservation Biology*, vol. 10, no 4, p. 1059-1067.

Graham, M. H. 2003. «Confronting multicollinearity in ecological multiple regression». *Ecology*, vol. 84, no 11, p. 2809-2815.

Greenwood, P. J. 1980. «Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals». *Animal Behaviour*, vol. 28, no 4, p. 1140-1162.

Gunson, K. E., G. Mountrakis et L. J. Quackenbush. 2011. «Spatial wildlife-vehicle collision models: a review of current work and its application to transportation mitigation projects». *Journal of Environmental Management*, vol. 92, no 4, p. 1074-1082.

Gutzwiller, K. J. et W. C. Barrow. 2003. «Influences of roads and development on bird communities in protected Chihuahuan Desert landscapes». *Biological Conservation*, vol. 113, no 2, p. 225-237.

Hargis, C. D., J. A. Bissonette et D. L. Turner. 1999. «The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens». *Journal of Applied Ecology*, vol. 36, no 1, p. 157-172.

Haskell, S. P., R. M. Nielson, W. B. Ballard, M. A. Cronin et T. L. McDonald. 2006. «Dynamic responses of calving caribou to oilfields in northern Alaska». *Arctic*, vol. 59, no 2, p. 179-190.

Havlick, D. G. 2002. *No place distant: roads and motorized recreation on America's public lands*, Washington D.C.: Island Press, 297 p.

Hebblewhite, M. et E. Merrill. 2008. «Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models». *Journal of Applied Ecology*, vol. 45, no 3, p. 834-844.

Helle, T., V. Hallikainen, M. Sarkela, M. Haapalehto, A. Niva et J. Puoskari. 2012. «Effects of a holiday resort on the distribution of semi-domesticated reindeer». *Annales Zoologici Fennici*, vol. 49, no 1-2, p. 23-35.

Hels, T. et E. Buchwald. 2001. «The effect of road kills on amphibian populations». *Biological Conservation*, vol. 99, no 3, p. 331-340.

Hins, C., J.-P. Ouellet, C. Dussault et M.-H. St-Laurent. 2009. «Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect». *Forest Ecology and Management*, vol. 257, no 2, p. 636-643.

Hoelzel, A. R., J. Halley, S. J. O'Brien, C. Campagna, T. Arnbom, B. LeBoeuf, K. Ralls et G. A. Dover. 1993. «Elephant seal genetic variation and the use of simulation models to investigate historical population bottlenecks». *Journal of Heredity*, vol. 84, no 6, p. 443-449.

Hoskin, C. J. et M. W. Goosem. 2010. «Road impacts on abundance, call traits, and body size of rainforest frogs in Northeast Australia». *Ecology and Society*, vol. 15, no 3.

Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois et J.-P. Ouellet. 2010. «Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest». *Landscape Ecology*, vol. 25, no 3, p. 419-433.

Howell, C. A., W. D. Dijak et F. R. Thompson III. 2007. «Landscape context and selection for forest edge by breeding brown-headed cowbirds». *Landscape Ecology*, vol. 22, no 2, p. 273-284.

Hughes, J. B., G. C. Daily et P. R. Ehrlich. 1997. «Population diversity: its extent and extinction». *Science*, vol. 278, no 5338, p. 689-692.

Hurlbert, S. H. 1984. «Pseudoreplication and the design of ecological field experiments». *Ecological Monographs*, vol. 54, no 2, p. 187-211.

Iuell, B., G. J. Bekker, R. Cuperus, J. Dufek, G. Fry, C. Hicks, V. Hlavac, V. B. Keller, C. Rossel, T. Sangwine, N. Torslov et B. le Maire Wandall. 2003. *Wildlife and traffic: an European handbook for identifying conflicts and designing solutions*, Brussels: KNNV publishers.

Jaeger, J. A. G. et L. Fahrig. 2004. «Effects of road fencing on population persistence». *Conservation Biology*, vol. 18, no 6, p. 1651-1657.

Jaeger, J. A. G., J. Bowman, J. Brennan, L. Fahrig, D. Bert, J. Bouchard, N. Charbonneau, K. Frank, B. Gruber et K. T. von Toschanowitz. 2005. «Predicting when animal populations are at risk from roads: an interactive model of road avoidance behavior». *Ecological Modelling*, vol. 185, no 2-4, p. 329-348.

James, A. R. C. et A. K. Stuart-Smith. 2000. «Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors». *Journal of Wildlife Management*, vol. 64, no 1, p. 154-159.

Johnson, C. J. et M.-H. St-Laurent. 2011. «Unifying framework for understanding impacts of human developments on wildlife». In *Energy development and wildlife conservation in western North America*, sous la dir. de Naugle, D. E., p. 23-54. Washington D.C.: Island Press.

Johnson, C. J., K. L. Parker et D. C. Heard. 2001. «Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales». *Oecologia*, vol. 127, no 4, p. 590-602.

Johnson, C. J., M. S. Boyce, R. L. Case, H. D. Cluff, R. J. Gau, A. Gunn et R. Mulders. 2005. «Cumulative effects of human developments on arctic wildlife». *Wildlife Monographs*, no 160, p. 1-36.

Johnson, D. H. 1980. «The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference». *Ecology*, vol. 61, no 1, p. 65-71.

Johnson, D. R. 1985. «Man-caused deaths of mountain caribou, *Rangifer tarandus*, in southeastern British Columbia». *Canadian Field-Naturalist*, vol. 99, no 4, p. 542-544.

Johnson, D. R. et M. C. Todd. 1977. «Summer use of a highway crossing by mountain caribou». *Canadian Field Naturalist*, vol. 91, p. 312-314.

Jolicoeur, H. 1993. *Des caribous et des hommes : l'histoire de la réintroduction du caribou dans les Grands Jardins : 1963 à 1973*, Québec: Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche, 76 p.

Joyce, T. L. et S. P. Mahoney. 2001. «Spatial and temporal distributions of moose-vehicle collisions in Newfoundland». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 29, no 1, p. 281-291.

Keller, I. et C. R. Largiadèr. 2003. «Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles». *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, vol. 270, no 1513, p. 417-423.

Kinley, T. A. et C. D. Apps. 2001. «Mortality patterns in a subpopulation of endangered mountain caribou». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 29, no 1, p. 158-164.

Klein, D. R. 1971. «Reaction of reindeer to obstructions and disturbances». *Science*, vol. 173, no 3995, p. 393-398.

Knapp, A. K., J. M. Blair, J. M. Briggs, S. L. Collins, D. C. Hartnett, L. C. Johnson et E. G. Towne. 1999. «The keystone role of bison in north American tallgrass prairie - Bison increase habitat heterogeneity and alter a broad array of plant, community, and ecosystem processes». *Bioscience*, vol. 49, no 1, p. 39-50.

Lande, R. 1998. «Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation». *Researches on Population Ecology*, vol. 40, no 3, p. 259-269.

Laurance, W. F., B. M. Croes, N. Guissouegou, R. Buij, M. Dethier et A. Alonso. 2008. «Impacts of roads, hunting, and habitat alteration on nocturnal mammals in african rainforests». *Conservation Biology*, vol. 22, no 3, p. 721-732.

Laurance, W. F., M. Goosem et S. G. W. Laurance. 2009. «Impacts of roads and linear clearings on tropical forests». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 24, no 12, p. 659-669.

Laurian, C., C. Dussault, J.-P. Ouellet, R. Courtois, M. Poulin et L. Breton. 2008. «Behavior of moose relative to a road network». *Journal of Wildlife Management*, vol. 72, no 7, p. 1550-1557.

Lavsund, S. et F. Sandegren. 1991. «Moose-vehicle relations in Sweden - a review». *Alces*, vol. 27, p. 118-126.

Leblond, M. 2007. «Évaluation de mesures d'atténuation des accidents routiers impliquant l'orignal». Mémoire de maîtrise, Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 81 p.

Leclerc, M., C. Dussault et M.-H. St-Laurent. 2012. «Multiscale assessment of the impacts of roads and cutovers on calving site selection in woodland caribou». *Forest Ecology and Management*, vol. 286, p. 59-65.

Lesbarreres, D. et L. Fahrig. 2012. «Measures to reduce population fragmentation by roads: what has worked and how do we know?». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 27, no 7, p. 374-380.

Lesmerises, F., C. Dussault et M.-H. St-Laurent. 2012. «Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 276, p. 125-131.

Lesmerises, F., C. Dussault et M.-H. St-Laurent. 2013. «Major roadwork impacts the space use behaviour of gray wolf». *Landscape and Urban Planning*, vol. 112, p. 18-25.

Levin, S. A. 1992. «The problem of pattern and scale in ecology». *Ecology*, vol. 73, no 6, p. 1943-1967.

Lewis, J. S., J. L. Rachlow, J. S. Horne, E. O. Garton, W. L. Wakkinen, J. Hayden et P. Zager. 2011. «Identifying habitat characteristics to predict highway crossing areas for black bears within a human-modified landscape». *Landscape and Urban Planning*, vol. 101, no 2, p. 99-107.

Lopez, R. R., M. E. P. Vieira, N. J. Silvy, P. A. Frank, S. W. Whisenant et D. A. Jones. 2003. «Survival, mortality, and life expectancy of Florida Key deer». *Journal of Wildlife Management*, vol. 67, no 1, p. 34-45.

Lovallo, M. J. et E. M. Anderson. 1996. «Bobcat movements and home ranges relative to roads in Wisconsin». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 24, no 1, p. 71-76.

Mader, H.-J. 1984. «Animal habitat isolation by roads and agricultural fields». *Biological Conservation*, vol. 29, no 1, p. 81-96.

Mahoney, S. P. et J. A. Schaefer. 2002. «Hydroelectric development and the disruption of migration in caribou». *Biological Conservation*, vol. 107, no 2, p. 147-153.

Mahoney, S. P. et J. A. Virgl. 2003. «Habitat selection and demography of a nonmigratory woodland caribou population in Newfoundland». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 81, no 2, p. 321-334.

Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald et W. P. Erickson. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*, 2nd Ed., Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 221 p.

McLoughlin, P. D., E. Dzus, B. Wynes et S. Boutin. 2003. «Declines in populations of woodland caribou». *Journal of Wildlife Management*, vol. 67, no 4, p. 755-761.

McLoughlin, P. D., J. S. Dunford et S. Boutin. 2005. «Relating predation mortality to broad-scale habitat selection». *Journal of Animal Ecology*, vol. 74, no 4, p. 701-707.

Millsaugh, J. J., J. R. Skalski, B. J. Kernohan, K. J. Raedeke, G. C. Brundige et A. B. Cooper. 1998. «Some comments on spatial independence in studies of resource selection». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 26, no 2, p. 232-236.

Morris, D. W. 2003. «Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection». *Oecologia*, vol. 136, no 1, p. 1-13.

Morrison, J. C., W. Sechrest, E. Dinerstein, D. S. Wilcove et J. F. Lamoreux. 2007. «Persistence of large mammal faunas as indicators of global human impacts». *Journal of Mammalogy*, vol. 88, no 6, p. 1363-1380.

Mosnier, A., J.-P. Ouellet et R. Courtois. 2008. «Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest». *Ecoscience*, vol. 15, no 4, p. 485-497.

Muhly, T. B., C. Semeniuk, A. Massolo, L. Hickman et M. Musiani. 2011. «Human activity helps prey win the predator-prey space race». *Plos One*, vol. 6, no 3.

Murphy, S. M. et J. A. Curatolo. 1987. «Activity budgets and movement rates of caribou encountering pipelines, roads, and traffic in northern Alaska». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 65, no 10, p. 2483-2490.

Muskett, C. J. et M. P. Jones. 1980. «The dispersal of lead, cadmium and nickel from motor vehicles and effects on roadside invertebrate macrofauna». *Environmental Pollution*, vol. 23, no 3, p. 231-242.

Mysterud, A. et R. A. Ims. 1998. «Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations». *Ecology*, vol. 79, no 4, p. 1435-1441.

Nellemann, C. et R. D. Cameron. 1996. «Effects of petroleum development on terrain preferences of calving caribou». *Arctic*, vol. 49, no 1, p. 23-28.

Nellemann, C. et R. D. Cameron. 1998. «Cumulative impacts of an evolving oil-field complex on the distribution of calving caribou». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 76, no 8, p. 1425-1430.

Nellemann, C., I. Vistnes, P. Jordhøy et O. Strand. 2001. «Winter distribution of wild reindeer in relation to power lines, roads and resorts». *Biological Conservation*, vol. 101, no 3, p. 351-360.

Nellemann, C., I. Vistnes, P. Jordhøy, O. G. Støen, B. P. Kaltenborn, F. Hanssen et R. Helgesen. 2010. «Effects of recreational cabins, trails and their removal for restoration of reindeer winter ranges». *Restoration Ecology*, vol. 18, no 6, p. 873-881.

Nellemann, C., I. Vistnes, P. Jordhøy, O. Strand et A. Newton. 2003. «Progressive impact of piecemeal infrastructure development on wild reindeer». *Biological Conservation*, vol. 113, no 2, p. 307-317.

Nellemann, C., P. Jordhoy, O. G. Stoen et O. Strand. 2000. «Cumulative impacts of tourist resorts on wild reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) during winter». *Arctic*, vol. 53, no 1, p. 9-17.

Ng, S. J., J. W. Dole, R. M. Sauvajot, S. P. D. Riley et T. J. Valone. 2004. «Use of highway undercrossings by wildlife in southern California». *Biological Conservation*, vol. 115, no 3, p. 499-507.

Nielsen, S. E., A. B. A. Shafer, M. S. Boyce et G. B. Stenhouse. 2013. «Does learning or instinct shape habitat selection?». *Plos One*, vol. 8, no 1, e53721.

Olden, J. D., R. L. Schooley, J. B. Monroe et N. L. Poff. 2004. «Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes». *Journal of Animal Ecology*, vol. 73, no 6, p. 1190-1194.

Olsson, M. P. O., P. Widen et J. L. Larkin. 2008. «Effectiveness of a highway overpass to promote landscape connectivity and movement of moose and roe deer in Sweden». *Landscape and Urban Planning*, vol. 85, no 2, p. 133-139.

Paré, M. 1987. «Effets du remplissage d'un réservoir hydroélectrique sur la population de caribous de Caniapiscou». Thèse de doctorat, Québec, Université Laval, 141 p.

Pinard, V., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin et R. Courtois. 2012. «Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape». *Journal of Wildlife Management*, vol. 76, no 1, p. 189-199.

Polfus, J. L., M. Hebblewhite et K. Heinemeyer. 2011. «Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou». *Biological Conservation*, vol. 144, no 11, p. 2637-2646.

Putman, R. J. 1997. «Deer and road traffic accidents: options for management». *Journal of Environmental Management*, vol. 51, no 1, p. 43-57.

Rea, R. V. 2003. «Modifying roadside vegetation management practices to reduce vehicular collisions with moose *Alces alces*». *Wildlife Biology*, vol. 9, no 2, p. 81-91.

Reijnen, R., R. Foppen, C. Terbraak et J. Thissen. 1995. «The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. 3. Reduction of density in relation to the proximity of main roads». *Journal of Applied Ecology*, vol. 32, no 1, p. 187-202.

Reimers, E., S. Eftestol et J. E. Colman. 2003. «Behavior responses of wild reindeer to direct provocation by a snowmobile or skier». *Journal of Wildlife Management*, vol. 67, no 4, p. 747-754.

Rempel, R. S., P. C. Elkie, A. R. Rodgers et M. J. Gluck. 1997. «Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation». *Journal of Wildlife Management*, vol. 61, no 2, p. 517-524.

Renaud, L.-A. 2012. «Impacts de l'aménagement forestier et des infrastructures humaines sur les niveaux de stress du caribou forestier». Mémoire de maîtrise, Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 74 p.

Rettie, W. J. et F. Messier. 1998. «Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 76, no 2, p. 251-259.

Rettie, W. J. et F. Messier. 2000. «Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors». *Ecography*, vol. 23, no 4, p. 466-478.

Rettie, W. J., J. W. Sheard et F. Messier. 1997. «Identification and description of forested vegetation communities available to woodland caribou: relating wildlife habitat to forest cover data». *Forest Ecology and Management*, vol. 93, no 3, p. 245-260.

Rhim, S.-J. et W.-S. Lee. 2007. «Influence of forest fragmentation on the winter abundance of mammals in Mt. Chirisan National Park, South Korea». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 5, p. 1404-1408.

Robinson, C., P. N. Duinker et K. F. Beazley. 2010. «A conceptual framework for understanding, assessing, and mitigating ecological effects of forest roads». *Environmental Reviews*, vol. 18, p. 61-86.

Roedenbeck, I. A., L. Fahrig, C. S. Findlay, J. E. Houlahan, J. A. G. Jaeger, N. Klar, S. Kramer-Schadt et E. A. van der Grift. 2007. «The Rauischholzhausen agenda for road ecology». *Ecology and Society*, vol. 12, no 1.

Roever, C. L., M. S. Boyce et G. B. Stenhouse. 2008. «Grizzly bears and forestry - I: Road vegetation and placement as an attractant to grizzly bears». *Forest Ecology and Management*, vol. 256, no 6, p. 1253-1261.

Romin, L. A. et J. A. Bissonette. 1996. «Deer-vehicle collisions: status of state monitoring activities and mitigation efforts». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 24, no 2, p. 276-283.

Rytwinski, T. et L. Fahrig. 2011. «Reproductive rate and body size predict road impacts on mammal abundance». *Ecological Applications*, vol. 21, no 2, p. 589-600.
 Schaefer, J. A., A. M. Veitch, F. H. Harrington, W. K. Brown, J. B. Theberge et S. N. Luttich. 1999. «Demography of decline of the Red Wine Mountains caribou herd». *Journal of Wildlife Management*, vol. 63, no 2, p. 580-587.

Schaefer, J. A., C. M. Bergman et S. N. Luttich. 2000. «Site fidelity of female caribou at multiple spatial scales». *Landscape Ecology*, vol. 15, no 8, p. 731-739.

Schwarz, G. 1978. «Estimating the dimension of a model». *Annals of Statistics*, vol. 6, no 2, p. 461-464.

Sebbane, A., R. Courtois, L. St-Onge, L. Breton et P.-É. Lafleur. 2002. *Utilisation de l'espace et caractérisation de l'habitat du caribou de Charlevoix, entre l'automne 1998 et l'hiver 2001*, Québec: Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, 60 p.

Senft, R. L., M. B. Coughenour, D. W. Bailey, L. R. Rittenhouse, O. E. Sala et D. M. Swift. 1987. «Large herbivore foraging and ecological hierarchies». *Bioscience*, vol. 37, no 11, p. 789-799.

Shepard, D. B., A. R. Kuhns, M. J. Dreslik et C. A. Phillips. 2008. «Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes». *Animal Conservation*, vol. 11, no 4, p. 288-296.

Siemers, B. M. et A. Schaub. 2011. «Hunting at the highway: traffic noise reduces foraging efficiency in acoustic predators». *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 278, no 1712, p. 1646-1652.

Singer. 1978. «Behavior of mountain goats in relation to U.S. Highway 2, Glacier National Park, Montana». *Journal of Wildlife Management*, vol. 42, no 3, p. 591.

Smith, K. G., E. J. Ficht, D. Hobson, T. C. Sorensen et D. Hervieux. 2000. «Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 78, no 8, p. 1433-1440.

Spellerberg, I. F. 1998. «Ecological effects of roads and traffic: a literature review». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 7, no 5, p. 317-333.

Stamps, J. 1995. «Motor learning and the value of familiar space». *American Naturalist*, vol. 146, no 1, p. 41-58.

St-Clair, C. C. et A. Forrest. 2009. «Impacts of vehicle traffic on the distribution and behaviour of rutting elk, *Cervus elaphus*». *Behaviour*, vol. 146, no 3, p. 393-413.

St-Laurent, M.-H. et C. Dussault. 2012. «The reintroduction of boreal caribou as a conservation strategy: a long-term assessment at the southern range limit». *Rangifer, Special Issue*, vol. 32, no 2, p. 127-138.

Switalski, T. A., J. A. Bissonette, T. H. DeLuca, C. H. Luce et M. A. Madej. 2004. «Benefits and impacts of road removal». *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 2, no 1, p. 21-28.

Symonds, M. R. E. et A. Moussalli. 2011. «A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 65, no 1, p. 13-21.

Terry, E. L., B. N. McLellan et G. S. Watts. 2000. «Winter habitat ecology of mountain caribou in relation to forest management». *Journal of Applied Ecology*, vol. 37, no 4, p. 589-602.

Thirgood, S., A. Mosser, S. Tham, G. Hopcraft, E. Mwangomo, T. Mlengeya, M. Kilewo, J. Fryxell, A. R. E. Sinclair et M. Borner. 2004. «Can parks protect migratory ungulates? The case of the Serengeti wildebeest». *Animal Conservation*, vol. 7, p. 113-120.

Thomas, D. L. et E. J. Taylor. 2006. «Study designs and tests for comparing resource use and availability II». *Journal of Wildlife Management*, vol. 70, no 2, p. 324-336.

Thunqvist, E. L. 2004. «Regional increase of mean chloride concentration in water due to the application of deicing salt». *Science of the Total Environment*, vol. 325, no 1-3, p. 29-37.

Thurber, J. M., R. O. Peterson, T. D. Drummer et S. A. Thomasma. 1994. «Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 22, no 1, p. 61-68.

Tilman, D., R. M. May, C. L. Lehman et M. A. Nowak. 1994. «Habitat destruction and the extinction debt». *Nature*, vol. 371, no 6492, p. 65-66.

Trombulak, S. C. et C. A. Frissell. 2000. «Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities». *Conservation Biology*, vol. 14, no 1, p. 18-30.

Ujvári, M., H. J. Baagøe et A. B. Madsen. 1998. «Effectiveness of wildlife warning reflectors in reducing deer-vehicle collisions: a behavioral study». *Journal of Wildlife Management*, vol. 62, no 3, p. 1094-1099.

Underhill, J. E. et P. G. Angold. 2000. «Effects of roads on wildlife in an intensively modified landscape». *Environmental Reviews*, vol. 8, no 1, p. 21-39.

Underwood, A. J. 1994. «On beyond BACI - sampling designs that might reliably detect environmental disturbances». *Ecological Applications*, vol. 4, no 1, p. 3-15.

van Langevelde, F., C. van Dooremalen et C. F. Jaarsma. 2009. «Traffic mortality and the role of minor roads». *Journal of Environmental Management*, vol. 90, no 1, p. 660-667.

Vistnes, I., C. Nellemann, P. Jordhoy et O. Strand. 2001. «Wild reindeer: impacts of progressive infrastructure development on distribution and range use». *Polar Biology*, vol. 24, no 7, p. 531-537.

Vistnes, I., C. Nellemann, P. Jordhoy et O. Strand. 2004. «Effects of infrastructure on migration and range use of wild reindeer». *Journal of Wildlife Management*, vol. 68, no 1, p. 101-108.

Vistnes, I. et C. Nellemann. 2001. «Avoidance of cabins, roads, and power lines by reindeer during calving». *Journal of Wildlife Management*, vol. 65, no 4, p. 915-925.

Vistnes, I. et C. Nellemann. 2008. «The matter of spatial and temporal scales: a review of reindeer and caribou response to human activity». *Polar Biology*, vol. 31, no 4, p. 399-407.

Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco et J. M. Melillo. 1997. «Human domination of Earth's ecosystems». *Science*, vol. 277, no 5325, p. 494-499.

Vors, L. S. et M. S. Boyce. 2009. «Global declines of caribou and reindeer». *Global Change Biology*, vol. 15, no 11, p. 2626-2633.

Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers et B. R. Patterson. 2007. «Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 4, p. 1249-1256.

Ward, A. L. 1982. «Mule deer behavior in relation to fencing and underpasses on Interstate 80 in Wyoming». *Transportation Research Record*, no 859, p. 8-13.

Weir, J. N., S. P. Mahoney, B. McLaren et S. H. Ferguson. 2007. «Effects of mine development on woodland caribou *Rangifer tarandus* distribution». *Wildlife Biology*, vol. 13, no 1, p. 66-74.

Weisenberger, M. E., P. R. Krausman, M. C. Wallace, D. W. DeYoung et O. E. Maughan. 1996. «Effects of simulated jet aircraft noise on heart rate and behavior of desert ungulates». *Journal of Wildlife Management*, vol. 60, no 1, p. 52-61.

Wheatley, M. et C. J. Johnson. 2009. «Factors limiting our understanding of ecological scale». *Ecological Complexity*, vol. 6, no 2, p. 150-159.

Whittington, J., M. Hebblewhite, N. J. DeCesare, L. Neufeld, M. Bradley, J. Wilmschurst et M. Musiani. 2011. «Caribou encounters with wolves increase near

roads and trails: a time-to-event approach». *Journal of Applied Ecology*, vol. 48, no 6, p. 1535-1542.

Wiens, J. A. 1989. «Spatial scaling in ecology». *Functional Ecology*, vol. 3, no 4, p. 385-397.

Wilcove, D. S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips et E. Losos. 1998. «Quantifying threats to imperiled species in the United States». *Bioscience*, vol. 48, no 8, p. 607-615.

Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair et B. N. McLellan. 2005. «The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou». *Oecologia*, vol. 144, no 2, p. 257-267.

Wittmer, H. U., B. N. McLellan, D. R. Seip, J. A. Young, T. A. Kinley, G. S. Watts et D. Hamilton. 2005. «Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 83, no 3, p. 407-418.

Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya et C. D. Apps. 2007. «Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population». *Journal of Animal Ecology*, vol. 76, no 3, p. 568-579.

Wittmer, H. U., R. N. M. Ahrens et B. N. McLellan. 2010. «Viability of mountain caribou in British Columbia, Canada: Effects of habitat change and population density». *Biological Conservation*, vol. 143, no 1, p. 86-93.

Wolfe, S. A., B. Griffith et C. A. G. Wolfe. 2000. «Response of reindeer and caribou to human activities». *Polar Research*, vol. 19, no 1, p. 63-73.

ANNEXE A

Sommaire des principaux résultats obtenus au cours de cette étude

Cette annexe présente les principaux résultats obtenus au cours de cette étude. Les pages où sont présentés les résultats ainsi que le nombre d'individus ayant servi à les obtenir (n) sont présentés pour chaque résultat. Cette annexe est séparée en 5 sections présentant les résultats obtenus quant aux effets a) des routes, b) des coupes forestières, c) des lignes de transport d'énergie, d) de la topographie et e) de différentes catégories d'habitat. Ces résultats sont basés sur un suivi télémétrique GPS réalisé de 2004 à 2011 sur la population de caribou forestier de Charlevoix, Québec, Canada. Certains résultats intègrent aussi un suivi VHF réalisé de 1999 à 2000 dans la même population.

a. Effets des routes

L'évaluation des effets des routes sur le caribou forestier était le principal thème de cette étude. Dans cette annexe, les effets des routes sont séparés selon les trois principaux types de routes évalués dans la thèse : la route 175 (de gabarit autoroutier), les routes actives (*i.e.*, les routes pavées et les chemins forestiers primaires) et les chemins forestiers secondaires.

Route 175

- La route 175 était évitée par l'ensemble des caribous forestiers à l'échelle de leur domaine vital (p. 77 et 79, $n = 53$).
- La densité de route 175 dans le domaine vital des individus a diminué avec les années (p. 76, $n = 53$).
- Huit des 9 individus dont le domaine vital incluait la route 175 et pour lesquels le suivi télémétrique a duré ≥ 2 ans ont changé l'emplacement de

leur domaine vital pour exclure la route 175 pendant ($n = 3$) ou après ($n = 5$) les travaux de réfection (p. 76, $n = 9$).

- Dans des zones de 1250, 2500 et 5000 m de part et d'autre de la route 175, la route était évitée par les individus présents (p. 77 et 79, $n = 12$).
- Dans ces zones, les caribous forestiers étaient plus près de la route 175 pendant et après les travaux de réfection (p. 79, $n = 12$).
- Dans ces zones, moins de localisations de caribous forestiers ont été recensées pendant et après les travaux de réfection (p. 77 et 80, $n = 12$).
- Dans la zone de 1250 m, plus de localisations de caribous forestiers ont été recensées durant les périodes de trafic élevé (p. 77 et 80, $n = 12$).
- Dans ces zones, les caribous forestiers évitaient la plupart des catégories d'habitat qu'ils sélectionnaient à l'échelle paysagère (p. 77 et 78, $n = 12$).
- La route 175 était traversée beaucoup moins fréquemment que le nombre de traversées attendues si les caribous forestiers s'étaient déplacés en l'absence d'une route (p. 74 et 75, $n = 53$).
- Le nombre de traversées de la route 175 montrait une tendance à la diminution avec les années (p. 74, $n = 12$).
- Les caribous forestiers avaient un taux de déplacement plus élevé lorsqu'ils traversaient la route 175, par-rapport aux pas précédents et suivant la traversée (p. 74 et 76, $n = 12$).
- Le taux de déplacement des caribous forestiers durant leur traversée de la route 175 était plus élevé lorsque le trafic était élevé (p. 77, $n = 12$).

Routes actives

- Les caribous forestiers évitaient la proximité des routes actives (*i.e.*, évitement local) à toutes les périodes de l'année, sauf durant le printemps (p. 36 et 43, $n = 23$).
- L'évitement local des routes actives était mieux représenté par une variable de distance tronquée à 1250 m (p. 36 et 38, $n = 23$).
- Les caribous forestiers évitaient les densités élevées de routes actives dans un rayon de 8 km au printemps et durant la période de mise bas, et dans un rayon de 2 km durant le rut (p. 36, 39, 40 et 44, $n = 23$).
- Les densités élevées de routes actives au sein du domaine vital annuel augmentaient la probabilité qu'un caribou forestier soit tué par un prédateur, dans les régions où la densité totale de routes était faible. (p. 108 et 118, $n = 87$).
- La densité de routes actives n'a pas influencé la survie des caribous forestiers à très fine échelle, soit de 5 à 15 jours avant la mort (p. 116 et 117, $n = 59$).
- La densité de routes actives au sein du domaine vital annuel n'a pas influencé le taux de mise bas annuel ni la survie des veaux durant leur première année de vie (p. 109 et 114, $n = 23$).
- Les caribous forestiers avaient des domaines vitaux de plus grande superficie dans les secteurs où la densité de routes actives était plus élevée (p. 109 et 114, $n = 59$).

Chemins forestiers secondaires

- Les caribous forestiers évitaient la proximité des chemins forestiers (*i.e.*, évitement local) durant l'hiver et la période de mise bas (p. 36 et 43, $n = 23$).
- L'évitement local des chemins forestiers était mieux représenté par une variable de distance tronquée à 750 m (p. 36 et 38, $n = 23$).
- Les caribous forestiers évitaient les densités élevées de chemins forestiers dans un rayon de 8 km du printemps à l'été, et dans un rayon de 2 km durant le rut (p. 36, 39, 40 et 44, $n = 23$).
- Les densités élevées de chemins forestiers au sein du domaine vital annuel augmentaient la probabilité qu'un caribou forestier soit tué par un prédateur, dans les régions où la densité totale de routes était élevée. (p. 108 et 118, $n = 87$).
- La densité de chemins forestiers n'a pas influencé la survie des caribous forestiers à très fine échelle, soit de 5 à 15 jours avant la mort (p. 116 et 117, $n = 59$).
- La densité de chemins forestiers au sein du domaine vital annuel n'a pas influencé le taux de mise bas annuel ni la survie des veaux durant leur première année de vie (p. 109 et 114, $n = 23$).
- Les caribous forestiers avaient des domaines vitaux de plus grande superficie dans les secteurs où la densité de chemins forestiers était plus élevée (p. 109 et 114, $n = 59$).

b. Effets des coupes forestières

Les effets des coupes forestières sur le caribou forestier ont été inclus au sein des analyses de sélection d'habitat et séparés en trois catégories distinctes : les coupes récentes de ≤ 5 ans, les coupes de 6-20 ans et les milieux en régénération >20 ans après coupe.

- Les caribous forestiers sélectionnaient localement les coupes récentes de ≤ 5 ans (p. 42 et 78, $n = 53$).
- Les caribous forestiers évitaient les coupes récentes de ≤ 5 ans dans un rayon de 8 km de la mise bas au rut (p. 43, $n = 23$).
- Les caribous forestiers sélectionnaient localement les coupes de 6-20 ans durant le printemps, l'été et le rut (p. 42, $n = 23$).
- Les caribous forestiers évitaient les coupes de 6-20 ans dans un rayon de 8 km durant le rut, mais les sélectionnaient dans un rayon de 1 km durant le printemps (p. 43, $n = 23$).
- Les caribous forestiers évitaient localement les milieux en régénération >20 ans après coupe à toutes les périodes de l'année, sauf durant le printemps (p. 42, $n = 23$).
- Les caribous forestiers évitaient les milieux en régénération >20 ans après coupe dans un rayon de 1 km durant le printemps (p. 43, $n = 23$).
- Les proportions élevées de coupes récentes de ≤ 5 ans au sein du domaine vital annuel augmentaient la probabilité qu'un caribou forestier soit tué par un prédateur (p. 108 et 112, $n = 87$).
- Les caribous forestiers avaient des domaines vitaux de plus petite superficie dans les secteurs où les proportions de coupes de ≤ 5 ans et de 6-20 ans étaient plus élevées (p. 109 et 114, $n = 59$).

- Durant les 10 derniers jours avant la mort, les caribous forestiers qui sont morts par prédation ont sélectionné davantage les coupes récentes de ≤ 5 ans que les caribous forestiers qui sont demeurés vivants (p. 110, 116 et 117, $n = 59$).

c. Effets des lignes de transport d'énergie

Les effets des lignes de transport d'énergie sur le caribou forestier ont été évalués dans le deuxième chapitre seulement.

- Les caribous forestiers sélectionnaient localement les milieux ouverts retrouvés sous les lignes de transport d'énergie (p. 78, $n = 53$).

d. Effets de la topographie

Deux variables distinctes ont permis d'évaluer les effets de la topographie sur le caribou forestier : l'altitude et la pente (ainsi que leur coefficient de variation autour des localisations télémétriques).

- Les caribous forestiers sélectionnaient localement des milieux en haute altitude (p. 36, 42 et 78, $n = 53$).
- Les caribous forestiers évitaient localement les pentes abruptes (p. 37, 42 et 78, $n = 53$).
- Les caribous forestiers évitaient les paysages à topographie variable (*i.e.*, terrains accidentés) (p. 37 et 44, $n = 23$).

e. Effets des catégories d'habitat

Plusieurs catégories d'habitat (ou classes de végétation) ont été évaluées au cours de cette étude. Sont présentés ici les effets des catégories les plus importantes pour le caribou forestier : les milieux ouverts riches en lichens, les peuplements de conifères matures, les peuplements décidus et les milieux humides.

- La sélection d'habitat du caribou forestier était mieux représentée par un modèle incluant des variables d'habitat mesurées à des échelles paysagères et locales (p. 36, 39 et 40, $n = 23$).
- Les catégories d'habitat étaient le groupe de variables expliquant le mieux la sélection d'habitat du caribou forestier, parmi une liste incluant aussi les routes et la topographie (p. 36, 39 et 40, $n = 23$).
- La meilleure échelle permettant de décrire la sélection d'habitat du caribou forestier dépendait à la fois de la variable à l'étude et de la saison (p. 36, 39, 40 et 46, $n = 23$).
- En hiver, la sélection d'habitat des caribous forestiers était fortement orientée vers une sélection des milieux ouverts riches en lichen. Les caribous forestiers sélectionnaient localement les milieux riches en lichen durant toute l'année (p. 37, 42 et 43, $n = 23$).
- Durant les périodes sans neige, la sélection d'habitat des caribous forestiers était plus diversifiée, incluant une sélection des peuplements décidus et des milieux humides (p. 37, 42 et 43, $n = 23$).
- Les caribous forestiers sélectionnaient localement les peuplements de conifères matures durant l'hiver, le printemps et le rut (p. 42, $n = 23$).